ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 87

4

АПРЕЛЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2002

УДК 581.82:581.137.2

© А. Е. Васильев, Л. Е. Муравник

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ УЛЬТРАСТРУКТУРА ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ЖЕЛЕЗОК *DROSOPHYLLUM LUSITANICUM* (*DROSERACEAE*). 2. СЕКРЕТОРНЫЕ КЛЕТКИ ПОСЛЕ СТИМУЛЯЦИИ

A. E. VASSILYEV, L. E. MURAVNIK. FUNCTIONAL ULTRASTRUCTURE OF *DROSOPHYLLUM LUSITANICUM* (*DROSERACEAE*) DIGESTIVE GLANDS. 2. SECRETORY CELLS AFTER STIMULATION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
e-mail:vas@kd1537.spb.edu
Поступила 19.10.2001

Изучали динамику изменений большого числа ультраструктурных показателей секреторных клеток железок через 1, 4 и 8 ч после искусственной стимуляции, имитирующей процессы, которые происходят после попадания на лист насекомых. Через 1 ч, когда на поверхности листьев видна пищеварительная жидкость, в секреторных клетках по сравнению с нестимулированными железками резко возрастают парциальный объем (почти в 2 раза) и площадь поверхности мембран (в 2.3 раза) гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР). Увеличивается число мембранно-связанных и сокращается число свободных цитоплазматических рибосом. Увеличиваются число диктиосом, число и диаметр их цистерн, частота встречаемости связанного с диктиосомами транс-Гольджи ретикулума. Число белковых пузырьков в клетке становится больше в 4.7 раза. Сделан вывод, что в результате попадания жертвы в клетках стимулированных железок существенно возрастает интенсивность синтеза и секреции пищеварительных ферментов. Через 4 и 8 ч после стимуляции степень развития ГЭР, число диктиосом и секреторных пузырьков несколько сокращаются, однако значения этих показателей многократно превышают таковые нестимулированных железок, что является указанием сохранения высоких темпов синтеза и секреции гидролаз. ГЭР из трубчатого становится цистерноидным. Обоснованы модели функционирования клеток пищеварительных железок до и после попадания жертвы.

Ключевые слова: *Drosophyllum lusitanicum* L., плотоядные растения, ультраструктура, морфометрия, секреция гидролаз, модели функционирования железок.

В предыдущей статье (Васильев, 2002) был дан анализ большого числа (свыше 50) количественных параметров секреторных клеток у нестимулированных пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* в ходе их развития и сделан вывод, что в этих железках непрерывно происходят синтез и секреция гидролаз в оболочку этих клеток (конститутивный, или спонтанный тип). В настоящей работе описаны изменения этих же параметров под влиянием искусственной, имитирующей попадание насекомых, стимуляции зрелых листьев под углом зрения выявления особенностей функционирования клеток. На основании полученных результатов и анализа имеющихся данных об особенностях функционирования пищеварительных железок других плотоядных растений и секретирующих пищеварительные ферменты желез животных предпринята попытка создания модели функционирования железок *Drosophyllum lusitanicum*.

Следует отметить, что детальный морфометрический анализ клеток пищеварительных железок плотоядных растений в настоящей работе предпринят впервые. До этого для *Pinguicula vulgaris* определяли только парциальный объем органелл клеток развивающихся и зрелых нестимулированных железок (Васильев, Муравник, 1986), для *Dionaea muscipula* — парциальный объем органелл зрелых железок до стимуляции и через 2, 4 и 6 сут после нее, а также протяженность плазмалеммы, число гранул

радиоактивной метки в различных клеточных компонентах после введения в растение ^{3}H-лейцина, численность плазмодесм и количественные параметры митохондрий (Robins, Juniper, 1980a—c). Для пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* сравнивали объем и площадь среза секреторных клеток, размеры диктиосом и число цистерн в них, частоту встречаемости диктиосом, транс-Гольджи ретикулума и секреторных пузырьков зрелых железок до стимуляции и через 16, 48 и 96 ч после стимуляции (Муравник, 1996). У *Drosera rotundifolia* и *D. anglica* изучали динамику парциального объема оболочки, вакуолей, ядра и цитоплазмы секреторных клеток через 0.5, 4, 12, 24, 40, 65 и 88 ч после подкормки листьев яичным белком (Муравник, 2000). Наконец, E. Schnepf (1961) для нестимулированных листьев *Drosophyllum lusitanicum* определил число диктиосом, пластид и митохондрий на 100 мкм^2 среза секреторных клеток.

Материал и методика

Материалом для работы были железки закончивших рост листьев тех же растений, которые послужили объектом исследования, представленного ранее (Васильев, 2002). На листья наносили белок куриного яйца. Фиксацию отрезков листьев, на которых была видна пищеварительная жидкость, проводили через 1, 4 и 8 ч после такой искусственной стимуляции. При этом анализировали центральные (расположенные на верхушке) секреторные клетки железок на выпуклой (абаксиальной) части листа, так как только на абаксиальной стороне находятся слизевые железки, привлекающие насекомых. Контролем служили листья без подкормки и следов насекомых, сухие. Изучали динамику тех же признаков секреторных клеток железок, что и в предыдущей статье (Васильев, 2002). Подготовка материала и морфометрическая обработка электронно-микроскопических снимков были аналогичными.

Результаты

Стимуляция листьев вызывает существенные изменения количественных параметров ультраструктуры, в основном параметров эндомембранной системы секреторных клеток пищеварительных железок (табл. 1—8).

Так, через 1 ч после стимуляции на 30% увеличивается абсолютный объем секреторных клеток (табл. 2), приблизительно вдвое увеличиваются парциальный (табл. 1) и абсолютный (табл. 2) объемы ГЭР, а также площадь его мембран в клетке (табл. 3). Как и в зрелых нестимулированных железках, ГЭР представлен в основном необычной, трубчатой формой, характерной для агранулярного ретикулума (табл. I, а). Парциальный (табл. 1) и абсолютный (табл. 2) объемы зон Гольджи также возрастают. Больше становится (табл. 4) как диктиосом (в 1.4 раза), так и в особенности транс-Гольджи ретикулума (ТГР) (в 3.5 раза). Если в нестимулированных железках число ТГР составляет 1/3 от числа диктиосом на срезе клетки, то после стимуляции оно вырастает до 1/2. Увеличивается диаметр диктиосомных цистерн (табл. 5), в особенности — в 1.7 раза — медианных и трансцистерн (табл. 6). Изменения аппарата Гольджи (АГ) состоят также в увеличении среднего числа цистерн в диктиосоме, что происходит за счет увеличения медианных и в особенности трансцистерн при сокращении числа цисцистерн (табл. 6). Если в нестимулированных клетках преобладают свободные полисомы над связанными с мембранами ГЭР в соотношении 3 : 1, то после стимуляции последних становится в 3.4 раза больше, чем первых без достоверного изменения общего их числа (табл. 7). Описанные изменения сопровождаются резким усилением активности АГ в продуцировании белковых пузырьков, число которых (в равной степени расположенных как у ТГР, так и вне диктиосом) на клетку возрастает в 4.7 раза (табл. 8; табл. II).

Ядро (табл. 1, 5) и ядрышки достоверно не изменяются, лишь несколько (с 47.0 ± 4.9 до 57.8 ± 4.7%) возрастает доля гранулярного компонента ядрышек.

ТАБЛИЦА 1

Парциальный объем компонентов наружных секреторных клеток пищеварительных железок, %

Состояние железок	Парциальный объем, %												
	клеточная оболочка	кутикула	протуберанцы	вакуоли	ядро	ядрышко[1]	цитоплазма	в том числе					
								пластиды	митохондрии	пероксисомы	зоны Гольджи	ретикулум	цитозоль
Нестимулированные	20.3 ± 0.6	2.0 ± 0.8	3.5 ± 0.2	13.6 ± 1.0	8.1 ± 1.0	1.6 ± 0.3	52.5 ± 1.8	1.4 ± 0.1	7.0 ± 0.2	0.21 ± 0.02	0.9 ± 0.1	4.4 ± 0.3	38.6 ± 1.1
Стимулированные 1 ч	18.7 ± 0.7	1.0 ± 0.1	3.0 ± 0.2	16.1 ± 1.4	6.4 ± 1.4	1.5 ± 0.2	54.8 ± 3.0	2.3 ± 0.2	6.0 ± 0.5	0.30 ± 0.03	2.4 ± 0.2	8.5 ± 0.2	35.3 ± 1.9
4 ч	17.4 ± 2.0	1.6 ± 0.2	2.9 ± 0.4	22.0 ± 1.4	6.8 ± 1.2	1.5 ± 0.2	49.3 ± 4.4	1.9 ± 0.3	4.7 ± 0.7	0.26 ± 0.04	1.8 ± 0.2	7.0 ± 0.4	33.7 ± 2.8
8 ч	18.3 ± 1.2	1.2 ± 0.2	3.1 ± 0.4	20.9 ± 1.4	6.6 ± 1.2	1.5 ± 0.2	49.9 ± 4.4	1.5 ± 0.2	8.2 ± 0.7	0.12 ± 0.06	2.5 ± 0.4	9.3 ± 1.2	28.3 ± 1.9

Примечание. [1] В % от объема ядра.

ТАБЛИЦА 2

Величина секреторных клеток и абсолютный объем их компонентов в пищеварительных железках

Состояние железок	Площадь среза клетки, мкм^2	Размеры клетки, мкм		Объем клетки, мкм^3	Объем компонентов, мкм^3											
		антиклинальный	периклинальный		оболочка	кутикула	протуберанцы	вакуоли	ядро	цитоплазма	в том числе					
											пластиды	митохондрии	пероксисомы	зоны Гольджи	ретикулум	цитозоль
Нестимулированные	334.6 ± 15.8	16.6 ± 0.4	21.2 ± 1.0	7090	1435	140	248	961	574	3732	98	499	15	67	312	2741
Стимулированные 1 ч	426.6 ± 21.9	18.8 ± 0.3	22.2 ± 0.9	9470	1771	96	284	1523	606	5190	214	568	28	226	808	3346
4 ч	410.1 ± 43.6	18.4 ± 1.4	21.8 ± 1.1	8940	1555	143	259	1967	608	4409	170	420	23	161	626	3009
8 ч	405.8 ± 41.9	18.0 ± 1.3	22.4 ± 1.9	9090	1663	109	282	1900	600	4535	136	745	11	227	845	2572

ТАБЛИЦА 3

Площадь поверхности мембран эндоплазматического ретикулума и внутренних мембран митохондрий, $мкм^2$

Состояние железок	Ретикулум		Митохондрии		
	в 1 $мкм^3$ цитозоля	во всей клетке	в 1 $мкм^3$ органелл	в 1 органелле	во всей клетке
Нестимулированные	5.23 ± 0.22	14340	34.3 ± 1.5	14.1	17120
Стимулированные 1 ч	9.86 ± 0.68	32990	33.5 ± 1.1	11.7	19030
4 ч	7.14 ± 0.57	21480	31.9 ± 1.0	8.6	13400
8 ч	9.52 ± 0.75	24480	32.8 ± 1.9	15.1	24430

ТАБЛИЦА 4

Число клеточных компонентов секреторных клеток пищеварительных железок

Состояние железок	Пластиды		Митохондрии		Периксисомы		Зоны Гольджи			Вакуоли		
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	в том числе ТГР, А	хлопьевидные, А	прозрачные, А	все, А
Нестимулированные	9.0 ± 0.8	148	54.9 ± 3.4	1212	2.3 ± 0.3	58	9.0 ± 0.5	129	2.7 ± 0.2	28.1 ± 2.6	6.7 ± 0.5	34.9 ± 2.9
Стимулированные 1 ч	7.2 ± 0.5	92	67.4 ± 4.1	1631	4.6 ± 0.5	134	18.9 ± 1.4	178	9.5 ± 0.8	26.4 ± 2.8	8.9 ± 0.7	35.3 ± 3.5
4 ч	8.8 ± 0.8	129	63.1 ± 6.6	1562	4.7 ± 1.0	123	14.4 ± 1.6	118	5.6 ± 0.6	41.8 ± 3.6	3.6 ± 0.8	45.4 ± 4.4
8 ч	7.3 ± 0.9	118	72.1 ± 9.0	1615	3.6 ± 0.9	142	15.4 ± 1.6	123	7.4 ± 1.1	21.6 ± 3.2	10.6 ± 1.7	32.2 ± 4.9

Примечание. А — на срез клетки, Б — на всю клетку.

ТАБЛИЦА 5

Линейные размеры органелл на срезе секреторных клеток пищеварительных железок, мкм

Состояние железок	Ядро		Пластиды		Митохондрии		Пероксисомы		Диктиосомы	
	размер									
	больший	меньший	больший	меньший	больший	меньший	больший	меньший	больший	меньший
Нестимулированные	10.9 ± 0.2	9.3 ± 0.2	1.5 ± 0.2	0.6 ± 0.01	0.9 ± 0.1	0.6 ± 0.01	0.5 ± 0.1	0.3 ± 0.02	0.6 ± 0.02	0.2 ± 0.01
Стимулированные 1 ч	11.2 ± 0.7	9.4 ± 0.5	1.5 ± 0.2	0.9 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.5 ± 0.3	0.6 ± 0.1	0.4 ± 0.06	1.0 ± 0.04	0.2 ± 0.01
4 ч	11.2 ± 1.0	9.5 ± 0.9	1.5 ± 0.1	0.8 ± 0.1	1.0 ± 0.1	0.5 ± 0.02	0.7 ± 0.1	0.3 ± 0.03	0.9 ± 0.02	0.2 ± 0.01
8 ч	11.1 ± 0.5	9.5 ± 0.4	1.6 ± 0.2	0.9 ± 0.1	0.9 ± 0.1	0.6 ± 0.04	0.6 ± 0.1	0.3 ± 0.04	1.0 ± 0.04	0.2 ± 0.01

ТАБЛИЦА 6

Параметры компонентов диктиосом и «белковых» пузырьков Гольджи

Состояние железок	Число цистерн в диктиосоме				Диаметр цистерн, мкм			Диаметр пузырьков, нм	
	цис-	медианных	транс-	всего	цис-	медианных	транс-	с окаймлением	без окаймления
Нестимулированные	2.1 (1—3)	1.5 (1—2)	1.6 (1—3)	5.1 (5—7)	0.42 ± .0.01	0.51 ± 0.02	0.51 ± 0.02	81 ± 2	46 ± 2
Стимулированные 1 ч	1.2 (1—2)	2.1 (1—3)	2.8 (2—4)	6.1 (5—7)	0.64 ± 0.04	0.89 ± 0.05	0.89 ± 0.03	83 ± 2	50 ± 1

Примечание. Цифры в скобках — размах варьирования.

ТАБЛИЦА 7

Число свободных и мембранно-связанных цитоплазматических рибосом

Состояние железок	На 1 мкм^2 цитозоля			На 1 мкм^3 цитозоля			На всю клетку, × 10^3		
	А	Б	В	А	Б	В	А	Б	В
Нестимулированные	73 ± 13	48 ± 8	121 ± 21	3600	2400	6000	9870	7330	17200
Стимулированные 1 ч	29 ± 8	78 ± 8	107 ± 16	1400	3900	5300	4684	16200	20880

Примечание. А — свободных, Б — связанных, В — всего.

ТАБЛИЦА 8

Частота встречаемости секреторных «белковых» пузырьков Гольджи в клетках пищеварительных железок

Состояние железок	Число пузырьков						
	на 10 мкм^2 цитозоля		на 10 мкм^3 цитозоля		на всю клетку		
	около ТГР	вне диктиосом	около ТГР	вне диктиосом	около ТГР	вне диктиосом	всего пузырьков
Нестимулированные	0.8 ± 0.04	1.8 ± 0.07	9.8	39.1	3000	12000	15000
Стимулированные 1 ч	2.8 ± 0.6	6.2 ± 0.5	33.7	134.8	14000	56000	70000
4 ч	1.8 ± 0.3	5.1 ± 0.6	21.7	110.9	7900	40300	48200
8 ч	2.0 ± 0.5	6.1 ± 0.5	24.0	132.6	8200	45300	53500

Увеличиваются парциальный (в 1.6 раза) и абсолютный (в 2.2 раза) объемы пластид и соответственно в 1.4 и 1.9 пероксисом (табл. 1, 2) при сокращении числа на клетку в 1.6 раза первых и увеличении в 2.3 раза вторых (табл. 4). Изменения митохондрий состоят лишь в некотором увеличении (в 1.3 раза) их числа (табл. 4). Существенных изменений вакуолей не происходит.

Выделение пищеварительной жидкости на поверхность стимулированных листьев сопровождается появлением в периплазматическом пространстве секреторных клеток «капель» гомогенного вещества умеренной плотности (табл. I, *в*).

В последующие 4 и 8 ч после стимуляции происходят следующие изменения количественных ультраструктурных признаков секреторных клеток пищеварительных железок. Через 4 ч доля ГЭР и АГ и площадь поверхности ретикулярных мембран в 1 мкм^3 цитозоля уменьшаются (табл. 1, 2, 3), а через 8 ч они вновь возрастают. Подобная динамика отмечается для парциального объема митохондрий. Через 4 ч число диктиосом (табл. 4) уменьшается в 1.5 раза, белковых пузырьков на клетку — в 1.4 раза (табл. 8), далее оба параметра остаются постоянными. Объем, занимаемый в клетках вакуолями, через 4 ч на 30% увеличивается и дальше тоже не изменяется (табл. 1, 2).

В материале, зафиксированном через 4 ч после стимуляции, капли гомогенного вещества в периплазме перестают выявляться. Большинство элементов ГЭР принимают цистерноидную форму (табл. I, *б*).

В барьерных клетках, по глазомерной оценке, изменения начинаются лишь через 8 ч стимуляции. Они состоят в обогащении клеток цитоплазмой, увеличении частоты распределения цистерн ГЭР, митохондрий, диктиосом, ТГР и белковых пузырьков.

Обсуждение

Искусственная стимуляция листьев, имитирующая попадание на них насекомых, вызывает значительные изменения параметров ультраструктуры секреторных клеток пищеварительных железок, которые выделяют пищеварительную жидкость и поглощают продукты переваривания жертвы. Эти изменения касаются главным образом ГЭР и АГ — компонентов эндомембранной системы, ответственной за синтез и секрецию специфических белков, в том числе пищеварительных ферментов. Так, через 1 ч после стимуляции наблюдается резкое по сравнению с нестимулированными железками увеличение степени развития ГЭР, сопровождающееся многократным увеличением численности мембранно-связанных рибосом. Увеличиваются число диктиосом, число и диаметр их цистерн, число ТГР, при этом соотношение между числом ТГР и диктиосом растет в сторону ТГР. Рост числа цистерн в диктиосомах сопровождается изменением их качественного состава: число цисцистерн уменьшается, но

увеличивается число медианных и особенно трансцистерн. Изменения АГ приводят к многократному увеличению плотности распределения белковых секреторных пузырьков. Все это несомненно указывает на резкую активацию синтеза и секреции пищеварительных ферментов под влиянием стимуляции.

Через 4 и 8 ч после стимуляции в железках *D. lusitanicum* происходит снижение интенсивности синтеза и секреции гидролаз, которая, тем не менее, остается во много раз выше, чем в нестимулированных железках. О снижении свидетельствует некоторое уменьшение степени развития ГЭР, числа диктиосом и белковых пузырьков. С чем связан наблюдаемый через 4 ч переход от необычной, трубчатой конфигурации элементов ГЭР, характерной для секреторных клеток нестимулированных и стимулированных в течение 1 ч железок, к типичной цистерноидной форме пока не ясно.

Кроме этих изменений непосредственно причастными к интенсификации синтеза гидролаз под влиянием стимуляции могут быть уменьшение концентрации свободных рибосом в цитоплазме и увеличение парциального объема гранулярного компонента (места формирования новых рибосом) в ядрышках. Как можно интерпретировать эти изменения в свете резкого (в 2.2 раза) увеличения частоты распределения связанных с мембранами ГЭР рибосом, являющихся местом синтеза гидролаз: связыванием с мембранами образовавшихся до стимуляции свободных рибосом или рибосом, образовавшихся de novo в ядрышках? Скорее всего это увеличение происходит за счет обоих видов рибосом. В пользу перемещения свободных рибосом из цитоплазмы к мембранам свидетельствует факт резкого (в 2.1 раза) сокращения их числа на клетку, в пользу новообразования — активное состояние ядрышек, на которое указывает высокая доля в них гранулярного компонента.

При переходе к секреции гидролаз увеличивается размер секреторных клеток. Это обусловлено увеличением объема как вакуолей, так и цитоплазмы. Подобный рост секреторных клеток был отмечен ранее в процессе секреции пищеварительной жидкости в железках *A. vesiculosa* (Муравник, 1996) и секреции нектара в цветковых нектарниках *Eccremocarpus scaber* (Belmonte et al., 1994).

Если сравнить влияние стимуляции на клетки пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* с другими исследованными плотоядными растениями, то окажется, что у *Pinguicula vulgaris* стимуляция вызывает экзоцитоз вакуолей с аккумулированными ранее гидролазами, увеличение (по глазомерной оценке) количества ГЭР и окаймленных пузырьков, указывающее на возобновление синтеза и секреции ферментов (Васильев, Муравник, 1986; Муравник, 1988). У *Dionaea muscipula* наблюдается незначительное увеличение концентрации ГЭР, значительное — митохондриальных крист и, что особенно важно, возрастание числа секреторных пузырьков (Robins, Juniper, 1980a). По нашему мнению, эти данные указывают на усиление синтеза и секреции белков и, таким образом, аналогичную с *Drosophyllum lusitanicum* субклеточную стратегию адаптации к плотоядности. У *Aldrovanda vesiculosa* и 2 видов *Drosera* стратегия иная: до стимуляции синтез и секреция гидролаз вообще не происходят. Эти процессы начинаются лишь после стимуляции, когда характерные для нестимулированных железок этих растений собранные в пачки параллельные цистерны сильно развитого, но неактивного ГЭР диссоциируют на отдельные элементы, объем АГ, диаметр диктиосом, частота встречаемости ТГР и «белковых» пузырьков увеличиваются (Муравник и др., 1995; Муравник, 1996, 2000). При этом у *A. vesiculosa* как и у *D. lusitanicum*, объем ГЭР также увеличивается.

Под влиянием стимуляции у *Drosophyllum lusitanicum* возрастают общий объем и число митохондрий на клетку, что, очевидно, связано с увеличением энергозатрат на более интенсивно идущие процессы синтеза и секреции белков. Однако при этом, степень развития мембран и парциальный объем митохондрий не увеличиваются. Это отличает росолист от венериной мухоловки (у других плотоядных динамику митохондриальных мембран пока не изучали), у которой первый параметр возрастает почти в 1.7 раза, второй — в 2.6 раза (Robins, Juniper, 1980a; Juniper et al., 1989).

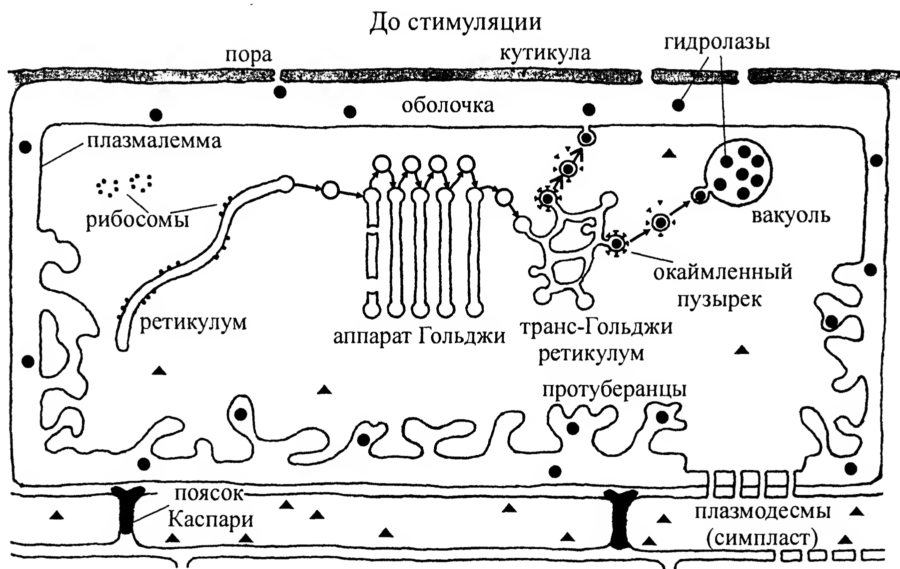
Лишь у росолиста вскоре после стимуляции в периплазматическом пространстве секреторных клеток появляются капли гомогенного вещества. Для суждения о его

природе необходимо специальное исследование, однако факт его довольно быстрого исчезновения указывает на то, что это не продукты поглощения, которое долго продолжается, а скорее скопления выделившихся гидролаз, максимальная интенсивность секреции которых наблюдается в первый час после стимуляции.

Опираясь на полученные в настоящей работе данные и данные других исследователей, можно предложить следующие модели функционирования клеток пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* до и после стимуляции (см. рисунок). У нестимулированных листьев секрет на поверхности отсутствует (см. рисунок, *а*). Однако синтез и секреция пищеварительных ферментов начинаются еще в растущей железке и продолжаются в зрелой независимо от того, произошла ли стимуляция, попалось ли насекомое или нет. Синтез происходит на рибосомах, связанных с мембранами сильно развитого эндоплазматического ретикулума. Молекулы синтезированного белка попадают внутрь ретикулярных элементов. Дальнейший внутриклеточный путь гидролаз происходит внутри транспортных пузырьков, которые отпочковываются сначала от ретикулума, последовательно включаются в цистерны АГ и отходят от них и, наконец, оказываются внутри ТГР. В ходе этого переноса происходит процессинг белков — созревание гидролаз, включающее их связывание с углеводами. В ТГР готовые гидролазы (черные кружки) отделяются от других белков, концентрируются и «упаковываются» в мелкие (около 0.05 мкм) пузырьки, мембрана которых покрыта клатриновым окаймлением. После отделения от ТГР субъединицы окаймления пузырьков теряются в цитозоле, а ставшие голыми пузырьки движутся к плазмалемме, а также к белковым вакуолям-лизосомам и сливаются с ними. Содержимое пузырьков включается в места хранения гидролаз — клеточную оболочку и вакуоли, а ограничивающая их мембрана причленяется к плазмалемме и тонопласту, т. е. происходит пузырьковая секреция, или экзоцитоз. Пузырьки, как и актомиозиновая сократительная система, — величайшее эволюционное завоевание эвкариотов. Они позволяют осуществлять быстрый внутриклеточный перенос веществ (главным образом белков) в нужное место. Ограничивающая пузырьки мембрана обеспечивает защиту цитозоля от действия этих веществ, которые могут быть агрессивными, как например, гидролазы (Васильев, 1996).

Описанные процессы синтеза и секреции пищеварительных ферментов, очевидно, характерны для пищеварительных железок всех исследованных плотоядных растений, но протекают в разные фазы активности железок. Своеобразие АГ пищеварительных железок заключается, в частности, в большом числе ТГР и окаймленных пузырьков (в других типах растительных клеток ТГР, как правило, слабо выражен, а окаймленные пузырьки встречаются очень редко). Это связано с тем, что пищеварительных ферментов у растений образуется мало и служат они лишь для локального автолиза цитоплазмы в особых вакуолях-лизосомах.

У *Drosophyllum lusitanicum* уже через несколько минут после попадания жертвы железки начинают выделять на поверхность листа пищеварительную жидкость (Fenner, 1904). Выделение вызывается секрецией из цитоплазмы клеток через плазмалемму в оболочку ионов (преимущественно Cl^- и H^+, черные треугольники) против градиента концентрации (активный транспорт) (см. рисунок, *б*). Секреция усиливается благодаря развитию в базальной части секреторных клеток железок протуберанцев и выростов оболочки, значительно увеличивающих поверхность плазмалеммы — места расположения ионных насосов. Возникающая в результате закачивания ионов в оболочку более высокая их концентрация в ней, чем в цитоплазме, вызывает поступление в оболочку и затем на поверхность железки по градиенту осмотического потенциала воды. Накопленные в оболочке гидролазы вымываются водой на поверхность через характерные только для железок поры в кутикуле — образуется пищеварительная жидкость, заливающая жертву, причем благодаря аниону хлора и протону кислая (с низким pH), оптимальная для работы гидролаз. Такой механизм образования пищеварительной жидкости установлен экспериментально для пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1981), *Dionaea muscipula* (Juniper et al., 1989) и *Nepenthes* sp. (Higashi et al., 1993), поэтому



а

После стимуляции

"сок"

диффузия

поглощение

активный транспорт H^+ и Cl^-

(секреция)

барьерная клетка

б

Схема функционирования клеток пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* до (*а*) и после (*б*) улавливания насекомого слизью слизевых железок.

Отражены синтез, внутриклеточный транспорт и везикулярная секреция гидролаз (черные кружки) в оболочку, идущие непрерывно, а также вызываемая попаданием насекомого эккриновая (трансмембранная) секреция минеральных ионов (треугольники), вызывающая образование пищеварительной жидкости на поверхности листа (выход воды из клеток и ферментов из клеточной оболочки), переваривание жертвы и поглощение низкомолекулярных его продуктов (белые кружки). Клетка 2-го слоя секреторных клеток железок не показана. Под названием «аппарат Гольджи» изображена 1 его диктиосома.

есть основания полагать, что он действует и у *Drosophyllum lusitanicum*, тем более что аккумуляция ионов хлора была показана для пищеварительных железок и этого растения (Juniper et al., 1989).

Одной из основных функций барьерных клеток пищеварительных железок является блокирование апопластной связи железок с листом. Как было показано для ряда других плотоядных растений (Juniper et al., 1989), поясок Каспари антиклинальной стенки барьерных клеток непроницаем для ионов, поэтому связь железок с листом осуществляется только по симпласту (через плазмодесмы). Без пояска накачиваемые в оболочку секреторных клеток ионы поступали бы обратно в лист по градиенту концентрации, что делало бы невозможным появление пищеварительной жидкости на поверхности железок.

Вскоре после начала секреции, еще когда сок продолжает разливаться по поверхности листа, начинается поглощение низкомолекулярных продуктов гидролиза (белые кружки), которое также осуществляется клетками пищеварительных железок в основном через плазмалемму, одевающую протуберанцы оболочки (одновременный двунаправленный процесс секреции и поглощения). Из представленного описания видна двойная роль протуберанцев как места хранения гидролаз и способа увеличения поверхности плазмалеммы. Из секреторной клетки поглощенные продукты по плазмодесмам поступают в барьерные клетки, а затем и внутрь листа.

Как можно видеть, выделение гидролаз из секреторных клеток и поступление в них продуктов работы этих ферментов осуществляются разными путями, процессы пространственно разделены: первый — в ограниченных мембраной пузырьках, содержащих большое число молекул (массовый транспорт), второй — путем транспорта отдельных ионов.

Функционирование секреторных клеток требует затраты большого количества энергии (в форме АТФ), в соответствии с чем клетки насыщены митохондриями (число их на порядок выше, чем в клетках мезофилла), которые богаты кристами (по сравнению с другими типами клеток листа).

Характерная особенность субклеточной стратегии адаптации *Drosophyllum lusitanicum* к плотоядному образу жизни — существенные изменения количественных параметров эндомембранной системы пищеварительных железок под влиянием стимуляции. К ним относятся резкое увеличение площади поверхности ретикулярных мембран, частоты встречаемости мембранно-связанных полисом, диктиосом, ТГР и секреторных пузырьков. Это однозначно указывает на значительное усиление интенсивности синтеза и секреции ферментов.

На завершающем этапе пищеварительного цикла в процессе поглощения растворенных веществ из апопласта железок вместе с секреторными, вероятно, участвуют барьерные клетки. Если вначале этими веществами являются только продукты переваривания насекомого, то в конце они включают и ионы, ответственные за выделение пищеварительной жидкости на поверхность листа. Дело в том, что пищеварительный цикл у *Drosophyllum lusitanicum* заканчивается поглощением жидкости, выделившейся на поверхность листьев под влиянием стимуляции (Fenner, 1904). В результате этого процесса поверхность листа под насекомым вновь оказывается сухой (завершающий этап цикла на представленных моделях не отражен). Понятно, что поглощение пищеварительной жидкости может происходить только в результате активного транспорта ионов в противоположном по сравнению с предыдущей фазой направлении — из апопласта железок (поверхности листа и клеточных оболочек) внутрь клеток. В этом процессе барьерные клетки могут поглощать ионы только из стенки, смежной со стенкой внутреннего слоя секреторных клеток, поскольку другие стенки изолированы от апопласта железки пояском Каспари. В пользу того, что барьерные клетки участвуют в поглощении и эту функцию они выполняют только в конце пищеварительного цикла, свидетельствует тот факт, что в них происходят изменения, свидетельствующие об активации их метаболизма, и эти изменения наступают заметно позже, чем в секреторных клетках, а именно тогда, когда секреция ионов на поверхность ослабевает.

Из представленного описания можно видеть, что пищеварительная железка совмещает в себе функции поджелудочной железы (синтезирует и секретирует пищеварительные ферменты), желудка (выделяет соляную кислоту) и кишечника (поглощает продукты переваривания).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Сравнительная структурно-функциональная характеристика цитоскелета животных и высших растений // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57. № 3. С. 212—264.

Васильев А. Е. Функциональная ультраструктура пищеварительных железок *Drosophyllum lusitanicum* (*Droseraceae*). 1. Секреторные клетки до стимуляции // Бот. журн. 2002. Т. 88. № 3. С. 1—17.

Васильев А. Е., *Муравник Л. Е.* Изменение ультраструктуры нестимулированных пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с секрецией // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 8. С. 1050—1059.

Муравник Л. Е. Ультраструктура пищеварительных железок *Pinguicula vulgaris* (*Lentibulariaceae*) в связи с их функцией // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 1. С. 24—33.

Муравник Л. Е. Морфометрический подход к определению секреторной активности пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) // Бот. журн. 1996. Т. 81. № 1. С. 1—9.

Муравник Л. Е. Влияние химической стимуляции на ультраструктуру секреторных клеток железистых волосков двух видов рода *Drosera* // Физиол. раст. 2000. Т. 47. № 4. С. 614—623.

Муравник Л. Е., *Васильев А. Е.*, *Потапова Я. Ю.* Ультраструктурные аспекты функционирования пищеварительных железок *Aldrovanda vesiculosa* // Физиол. раст. 1995. Т. 42. № 1. С. 5—13.

Belmonte E., *Cardemil L.*, *Arroyo M. T. K.* Floral nectary structure and nectar composition in *Eccremocarpus scaber* (*Bignoniaceae*), a hummingbird-pollinated plant of Central Chile // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81. P. 493—503.

Fenner C. A. Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insectivoren // Flora. 1904. Bd 94. Hf 4. S. 1—104.

Heslop-Harrison Y., *Heslop-Harrison J.* The digestive glands of *Pinguicula*: structure and cytochemistry // Ann. Bot. 1981. Vol. 47. N 3. P. 293—319.

Higashi S., *Nakashima A.*, *Ozaki H.*, *Abe M.*, *Uchiumi T.* Analysis of feeding mechanism in a pitcher of *Nepenthes hybrida* // J. Plant Res. 1993. Vol. 106. N 1081. P. 47—54.

Juniper B. E., *Robins R. J.*, *Joel D. M.* The carnivorous plants. Acad. Press, London etc., 1989. 353 p.

Robins R. J., *Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. I. The fine structure and the effect of stimulation on the fine structure of the digestive gland cells // New Phytol. 1980a. Vol. 86. N 3. P. 279—296.

Robins R. J., *Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. II. Storage and synthesis of the secretory proteins // New Phytol. 1980b. Vol. 86. N 3. P. 297—311.

Robins R. J., *Juniper B. E.* The secretory cycle of *Dionaea muscipula* Ellis. III. The mechanism of release of digestive secretion // New Phytol. 1980c. Vol. 86. N 3. P. 313—327.

Schnepf E. Licht- und elektronenmikroskopische Beobachtungen an Iinsektivoren-Drüsen über die Sekretion des Fangschleimes // Flora. 1961. Bd 151. Hf 1. S. 73—87.

SUMMARY

Dynamics of a large number of secretory cell ultrastructural parameters have been studied after 1, 4 and 8 h of artificial digestive gland stimulation. In one hour when digestive fluid is already apparent on the leaf surface, there is a dramatic increase in the volume density (nearly twice) and membrane surface density (2.3 times) of the rough ER as compared with non-stimulated glands. The frequency of membrane-bound polysomes also rises while that of free polysomes falls. There is a significant increase in the number of dictyosomes, the diameter and number of their cisternae and the frequency of the associated trans-Golgi-reticulum. The number of protein-secretory vesicles becomes 4.7 times larger. The conclusion is made that the rate of the synthesis and secretion of digestive enzymes increases substantially as the result of prey capture. There is a slight decrease in the RER development and in the number of dictyosomes and secretory vesicles in four and eight hours after stimulation. Tubules of RER are transformed into cisternae. However, the value of these and other parameters remains many times higher than in non-stimulated glands implying the maintenance of the high rate of the hydrolase synthesis and secretion. The models of gland cell operation before and after prey capture are presented.

УДК 581.829

© Т. И. Кравцова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПЕРИКАРПИЯ В ТРИБЕ *LECANTHEAE* (*URTICACEAE*)

T. I. KRAVTSOVA. COMPARATIVE ANATOMY OF THE PERICARP IN THE TRIBE *LECANTHEAE* (*URTICACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 11.04.2001

Строение перикарпия изучено у 31 вида из 6 родов трибы *Lecantheae*. Найден перикарпий 3 типов, различающихся по числу слоев, наличию или отсутствию слизевого экзокарпия и механического слоя в наружной зоне мезокарпия: Urtica (во всех родах, за исключением *Lecanthus*; у некоторых пилей перикарпий сходный, но без слизи или с бóльшим числом однотипных слоев в мезокарпии), Urtica упрощенный (в самых мелких плодах в роде *Pilea*) и Lecanthus (в родах *Lecanthus* и *Elatostema*). Наиболее распространен тип Urtica, представленный 3 подтипами (безгидроцитный, экзо-гидроцитный и мезо-гидроцитный) и несколькими вариантами, характеризующими группы близких родов, а в родах *Elatostema* и *Pilea* — группы видов и отдельные виды. Рассмотрены возможные направления структурной эволюции плода в трибе *Lecantheae*. Обсуждается значение карполого-анатомических признаков для систематики и филогении трибы.
Ключевые слова: *Lecantheae*, *Urticaceae*, плод, сравнительная анатомия, перикарпий.

Триба *Lecantheae* (*Procridieae*), описанная H. A. Weddell (1854), включает, по мнению разных авторов, от 7 до 10 родов. Согласно I. Friis (1993), в ней насчитывается около 575 видов травянистых, нередко суккулентных, растений, 2 рода — *Pilea* и *Elatostema* — являются наиболее крупными в семействе по числу видов (250 и 300 видов соответственно). Другими авторами для рода *Pilea* приводится значительно большее число видов: W. Burger (1977) насчитывает свыше 600, а по «Index Kewensis» (1977, цит. по: Monro, 2001) это число уже более 800. Распространение большинства родов связано с тропиками Старого Света. Род *Pilea*, имеющий пантропическое распространение, заходит также в области с умеренным климатом. Представители трибы произрастают «главным образом под пологом дождевых тропических лесов или во влажных местообитаниях в полулистопадных тропических лесах — близ ручьев, под скалами, в ущельях» (Грудзинская, 1980 : 287). Виды рода *Procris* являются суккулентными эпифитами. В систематике трибы имеется много нерешенных проблем. Среди них, в частности, вопросы о самостоятельности родов *Pellionia* Gaud. (по: Friis, 1989a, он включается некоторыми авторами в род *Elatostema*) и *Achudemia* Blume (согласно Chen, 1982, по: Friis, 1989a, это секция рода *Pilea*), об объеме и систематике родов *Pilea* и *Elatostema*. В настоящее время возникла необходимость монографической ревизии этих родов, особенно рода *Pilea*, так как после монографий Weddell (1856—1857, 1869) такие работы отсутствуют. В роде *Pilea* Weddell (1869) выделил по признакам строения листа 3 группы видов: *Integrifoliae*, *Heterophyllae* и *Dentata*. C. J. Chen (1982, цит. по: Friis, 1989a) предложил для китайских видов другую систему Weddell, в основу которой он положил признак степени редукции цветка (меняется от 5-мерного в секц. *Achudemia* (Blume) Chen до 2-мерного в секц. *Dimeris* Chen) и одинаковую или разную величину листочков околоцветника.

Плоды лекантовых в основном мелкие ореховидные, в роде элатостема и у некоторых пилей — пылевидные (0.3—0.8 мм дл.). Они почти голые или не пол-

ностью покрытые слегка увеличенным после цветения 2—5-мерным околоцветником, при плодах пленчатым. У *Procris* плоды почти ягодовидные, заключены в мясистые доли околоцветника, скучены на разросшемся, ставшем мясистым и красным цветоложе соплодия, которое R. W. Spjut (1994) классифицирует как сборный плод (compound fruit) особого типа — «glandosum». Судя по консистенции плодов, у лекантовых имеются разные способы дисперсии. Интересной чертой родов *Elatostema* и *Pilea* является автохория: плоды при созревании выталкиваются из цветка выпрямляющимися стаминодиями (Berg, 1977; van der Pijl, 1982). Для *Procris laevigata* отмечена мирмекохория (van der Pijl, 1982).

Анатомическое строение плодов мало изучено в родах данной трибы. В литературе мы обнаружили такие сведения лишь по одному виду рода *Elatostema* — *E. sinuatum* Hassk. (Guérin, 1923). Цель настоящей работы — изучить анатомическое строение перикарпия в родах трибы лекантовых, выявить его диагностические признаки, провести их сравнительный анализ и определить значение для систематики трибы.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили зрелые плоды, полученные из Гербариев Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) (LE) и Биолого-почвенного ин-та ДВО РАН (VLA), по обмену семян, а также собранные в оранжереях БИН. Часть материала (некоторые образцы плодов *Achudemia japonica*, *Pilea hamaoi*, *P. mongolica*, *P. peploides* и плоды *P. elegans* Wedd.) была любезно предоставлена И. А. Грудзинской.

Изучены следующие виды и образцы:

Achudemia Blume (=*Pilea*, sect. *Achudemia* (Bl.) Chen). ***A. japonica*** Maxim.: Дальний Восток, заповедник «Кедровая падь». 4.9.1971. Н. Пробатова (VLA); Mandschuria, 18/30 VIII 1869, V. L. Komarov (LE); Korea, 18 IX 1897, V. L. Komarov (LE);

Elatostema Forst. (6 из ~ 300 в.). ***E. acuminata*** (Poir.) Brongn.: Mt. Kinabalu, Sabah, W. L. Chew et E. J. H. Corner, RSNB N 4022, 6016 (LE); ***E. fruticosum*** Gibbs.: Fiji, A. C. Smith 5976 (LE); ***E. laetevirens*** Makino: Japan, T. Makino 119083 (LE); Japan, M. Togashi 7353 (LE); ***E. palustre*** A. C. Sm.: Fiji, Naitasiri, A. C. Smith 5769 (LE); ***E. sessile*** Forst.: China, A. Henry 3266 (LE); Japan, Hakodate, 15/17 Oct. 1861 (LE); ***E. stipulosum*** Hand.-Mazz.: China, Hunan, Li Zhen-yo et al., 371 (LE);

Lecanthus Wedd. (1? в.) ***L. peduncularis*** (Royle) Wedd.: Mt. Kinabalu, Sabach, W. L. Chew et E. J. H. Corner, RSNB N 4024 (LE); Mt. Kinabalu, Eastern Shoulder, W. L. Chew et E. J. H. Corner 913 (LE); (=*L. wightii* Wedd.): Rungbce, Daijeehing, C. B. Clarke 5550 (LE); N. W. India, N. G. Royle (LE) и др.;

Pellionia Gaud. (2 из ~50 в.). ***P. heyneana*** Wedd.: Indiae orientalis, Herb Wight N 2689 (LE); оранжереи БИН; ***P. scabra*** Wedd.: Hong Kong, S. Y. Hu 13115, 9605 (LE);

Pilea Lindl. (18 из ? ~ 250 в.).[1] ***P. angulata*** (Bl.) Bl. (sect. ***Urticella*** Miq.): S. China, Chen, S-C. et al. 459 (LE); China, Hunan, C. S. Fan et Y. Y. Li 580 (LE); ***P. anisophylla*** Wedd. (sect. ***Urticella***): India, Sikkim, C. B. Clarke 36057/D (LE); India, Sikkim, J. Thomson, б/N (LE); ***P. boniana*** Gagnep. (sect. *Achudemia* (Bl.) Chen)): оранжереи БИН, родина — Китай; ***P. cavaleriei*** Lévl. (sect. ***Urticella***): China, B. Bartolomew et al., 138 (LE); ***P. fontana*** (Lunell) Rydb.: USA, Michigan, near Makinaw City, E. G. Voss 15172 (LE); ***P. funkikensis*** Hayata (sect. ***Tetrameres*** Chen): Taiwan, T. Tanaka, 507 (LE); ***P. glabra*** Watson: Mexica, C. G. Pringle 3741 (LE); ***P. hamaoi*** Makino: Дальний Восток, Никольско-Уссурийский уезд, близ дер. Павловка, И. Шишкин 1522 (LE); Дальний Восток, И. А. Грудзинская (LE); ***P. hyalina*** Fenzl: Brasil, Rio de Janeiro, L. Ridel et Lushnat 1012 (LE); ***P. microphylla*** (L.) Liebm. (sect. ***Pilea***): Hong Kong, Y. W. Taam 1565 (LE); Hong Kong, S. Y. Hu 5516 (LE); Mexico, Veracruz, M. G. Zola N B468 (LE); ***P. mongolica*** Wedd.: Дальний Восток, о-в Попова, Т. Г. Буч (LE); Botanical Garden Tohoku University, Sendai, Japan; ***P. peploides*** (Gaud.) Hook. et Arn. (sect. ***Dimeris*** Chen): Taiwan, T. Tanaka 1744b (LE); Japan, L. Savatier et A. Franchel 219 S (LE); Mandschuria, Maximowicz 21 VII—2 VIII 1860 (LE); и др.; ***P. pumila*** (L.) A. Gray (sect. ***Urticella*** Miq.): Mandschuria, Prov. Kirinensis, V. L. Komarov 8 VIII 1896 (LE); USA, Massachusetts, H. E. Ahles 84869 (LE); ***P. scripta*** (Buch.-Ham. ex D. Don) Wedd. (sect. ***Urticella*** Miq.): China, Yunnan, A. Henry 11, 393, 10, 414 (LE); ***P. spruceana*** Wedd.: оранжереи БИН (родина — Перу); ***P. stipulosa*** Miq.: Japan, Kyushu, M. Togasi 1413 (LE); Japan, Nagasaki, Maximowicz 21 Sept.—3 Oct. 1863 (LE); ?***P. symmeria*** Wedd. (sect. ***Urticella*** Miq.): China, Yunnan, A. Henry 9790 (LE); China, Prov. Hupch, A. Henry 7340 (LE); ***P. viridissima*** Makino: Japan, J. Ohwi 165 (LE);

---

[1] В связи с отсутствием современной монографии рода *Pilea* и описанием все большего числа новых видов мы не вполне уверены в правильном определении исследованных образцов; в некоторых случаях это отмечено вопросительным знаком.

Procris Juss. (2 вида из 20). *P. crenata* C. B. Rob.: Seychelles, Nuwara-Eliya, monte Galaha, L. Bernardi 15834 (LE); *P. laevigata* Blume: Hong Kong, S. Y. Hu 12735 (LE).

Методика исследования изложена в публикации по роду *Urtica* (Кравцова, Гельтман, 1994). В некоторых случаях проводили дополнительно микрохимическую реакцию с IKI (на белок) по Г. Г. Фурст (1979) и окраску толуидиновым синим для обнаружения слизи. Рисунки и описания анатомии перикарпия сделаны по срезам латеральных сторон плода в его средней части.

Результаты исследования

Морфология плода. Плоды (табл. I, *1*, *5*, *11*, *13*, *15*, *17*, *18*; II, *1—5*) 0.3—2.0 мм дл., 0.2—1.3 мм шир. и 0.2—1.0 мм толщ., самые крупные и мелкие — в роде *Pilea*, в очертании большей частью яйцевидные (от широко- до узко-яйцевидных) и эллиптические, нередко с удлиненной верхушкой, симметричные или в разной степени асимметричные со смещенными в сторону одного ребра носиком (на котором сохраняется крошечный столбик, а у некоторых пилей также рыльце) и ножкой, большей частью не уплощенные или лишь слегка уплощенные, радиально симметричные без ребер либо слабо ребристые только в верхней части плода, у *Pilea* и части видов *Pellionia* в разной степени уплощенные, с двумя более или менее выраженными ребрами (у *Pilea* иногда с краевым окаймлением). Цвет плодов в основном коричневых оттенков, поверхность часто бугорчатая, во многих случаях лишь слабо или точечно-бугорчатая, у *Pilea* иногда также морщинистая либо с выступающими пятнами, крапинками, или с каймой на латеральных сторонах, у *Procris* — густо-удлиненно-бугорчатая, переходящая в сетчатую (табл. II, *6*).

Перикарпий у представителей трибы (рис. 1—4) 3—9-слойный, 45—180 мкм толщ. (включая высоту слизевых клеток, большей частью содержащих также хлоропласты), толще в бугорках, дифференцирован на пленчатый или слизесодержащий экзокарпий, мезокарпий с внутренним кристаллоносным слоем и склерифицированный эндокарпий из одного слоя лопастных склереид (рис. 5).

Далее приводим описание строения перикарпия по родам.

Achudemia

Перикарпий *A. japonica* (рис. 1, *1*; табл. I, *2—4*) 45—50 мкм толщ., 4-слойный, Экзокарпий слизесодержащий, в бугорках, по-видимому, также с небольшим количеством слизи. Мезокарпий 2-слойный; наружный слой образован клетками, имеющими зернистую внутреннюю поверхность внутренней тангенциальной стенки (далее ВТС) и утолщения на радиальных стенках (далее РС). Между бугорками клетки уплощенные с утолщениями на РС в виде конусообразных тяжей, в бугорках, имеющих ширину на срезе в 2—3 клетки, — радиально удлиненные с сетчато-утолщенными РС. Внутренний слой мезокарпия состоит из кристаллоносных клеток разной величины (табл. I, *4*). Кристаллы уплощенные, на срезе клетки прямоугольной формы со слегка вогнутыми боковыми стенками, прикреплены к утолщенной и лигнифицированной ВТС клеток с помощью тонкой оболочки. РС кристаллоносных клеток имеют утолщения в виде тонких вертикальных тяжей. Эндокарпий 10—15 мкм толщ., склереиды удлинены вдоль плода, имеют в верхней части сеть камер (поровых каналов).

Pilea

Перикарпий 20—180 мкм толщ., 3—9-слойный, значительно различается у разных видов по толщине, числу слоев и их строению (рис. 1, *2*; 2, *1—11*; 3; 6, *1—11*; табл. I, *6—11*, *13*, *17*; табл. 1). У ряда видов (рис. 1, *2a*; 2, *1a*, *3a*) он различен на разных участках плода по наличию или отсутствию слизи, танинов и степени

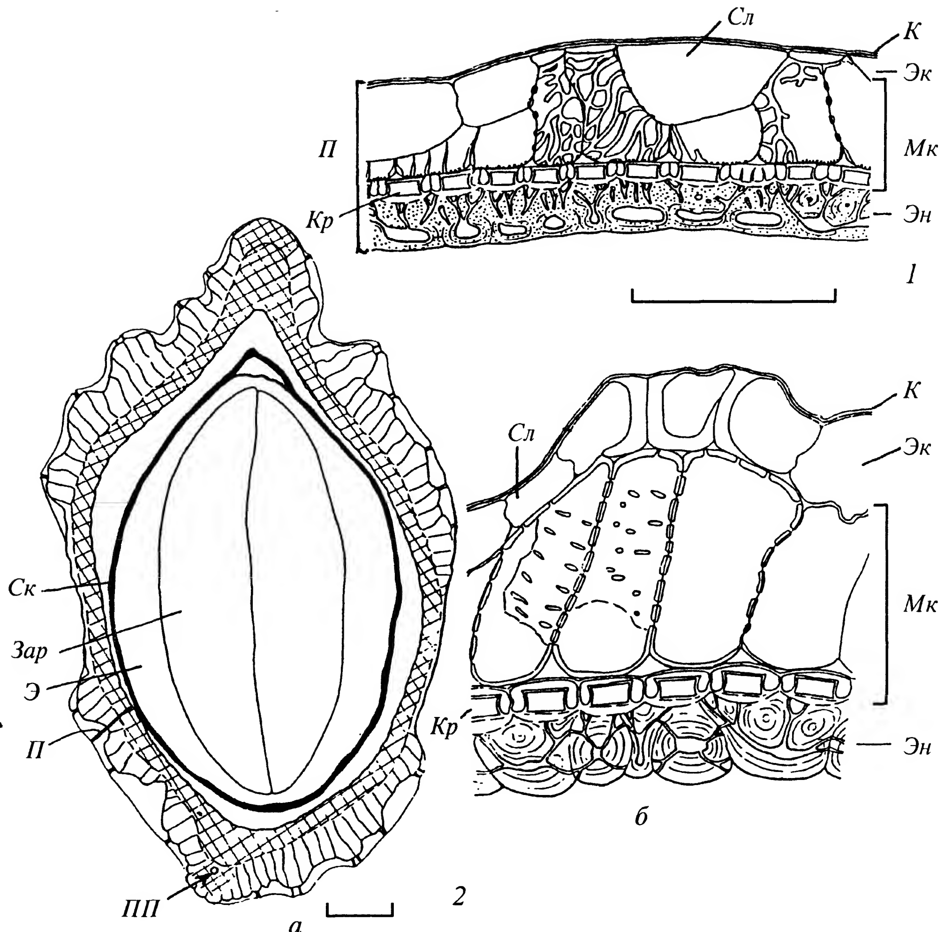


Рис. 1. Строение перикарпия у *Achudemia japonica* и *Pilea boniana* на поперечном срезе.

1 — *Achudemia japonica*; *2* — *Pilea boniana*: *а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия. *Зар* — зародыш, *К* — кутикула, *Кр* — кристаллы, *Мк* — мезокарпий, *П* — перикарпий, *ПП* — проводящий пучок, *Ск* — семенная кожура, *Сл* — слизевая клетка, *Э* — эндосперм, *Эк* — экзокарпий, *Эн* — эндокарпий; танины в клеточной оболочке показаны точками; эндокарпий и примыкающий кристаллоносный слой на схеме — штриховкой. Масштабная линейка: *1, 2б* — 0.05 мм; *2а* — 0.1 мм.

уплощенности клеток. Бугорки перикарпия, выступающие пятна и кайма из сближенных бугорков имеют разную гистологию. Некоторые образованы экзокарпием: таниновыми клетками (*P. fontana*, *P. mongolica* (рис. 2, *1а*, *б*), *P. viridissima*), иногда также с неравномерно утолщенными РС (*P. scipta*, рис. 2, *7*) или клетками типа гидроцитов с утолщениями на РС (*P. funkikensis*, *P. spruceana*, рис. 2, *9а*, *б*; табл. I; *12*, 13). Другие — мезокарпием: радиально удлиненными клетками наружного слоя (*P. peploides*, *P. cavaleriei*, рис. 2, *4*), у *P. stipulosa* (табл. I, *5—7*) — бóльшим числом слоев клеток, в наружных слоях сжатых. Нередко выступы перикарпия формируются как экзо-, так и мезокарпием: *P. boniana* (рис. 1, *2а*, *б*), *P. angulata* (рис. 2, *6б*), *P. hamaoi* (рис. 2, *3а*, *б*). Для выяснения морфологической природы бугорков плодов *P. microphylla* (рис. 2, *11б*; табл. I, *14*, *15*) и *P. hyalina* (рис. 2, *10а*, *б*) требуется изучение гистогенеза перикарпия. У 1-го вида они образованы, по-видимому, сосочковидными клетками экзокарпия с выпуклой и утолщенной наружной тангенциальной стенкой (далее НТС), у 2-го вида — не уплощенными клетками 2 слоев.

Экзокарпий формируется большей частью наружной эпидермой стенки завязи. Он слизесодержащий или пленчатый, иногда — с таниновыми участками

Рис. 2. Строение перикарпия у представителей рода *Pilea* на поперечном срезе.

1 — *P. mongolica*: *а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия; *2* — фрагмент эндокарпия и примыкающего кристаллоносного слоя у *P. fontana; 3* — *P. hamaoi*: *а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия; *4* — *P. cavaleriei; 5* — *P. anisophylla; 6* — *P. angulata*: *а* — фрагмент перикарпия, *б* — фрагмент экзокарпия; *7* — *P. scripta; 8* — ? *P. symmeria*: *а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия; *9* — *P. spruceana*: *а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия; *10* — *P. hyalina*: *а* — схема поперечного среза плода, *б* — фрагмент перикарпия; *11* — *P. microphylla*, фрагменты перикарпия. *Ка* — кайма, *Хл* — хлоропласты, в полости клеток черным показаны танины, штриховкой на черном фоне — пурпурное содержимое. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабная линейка: *1а, 3а, 8а, 9а, 10а* — 0.1 мм; *1б, 2, 3б, 4—7, 8б, 11* — 0.05 мм.

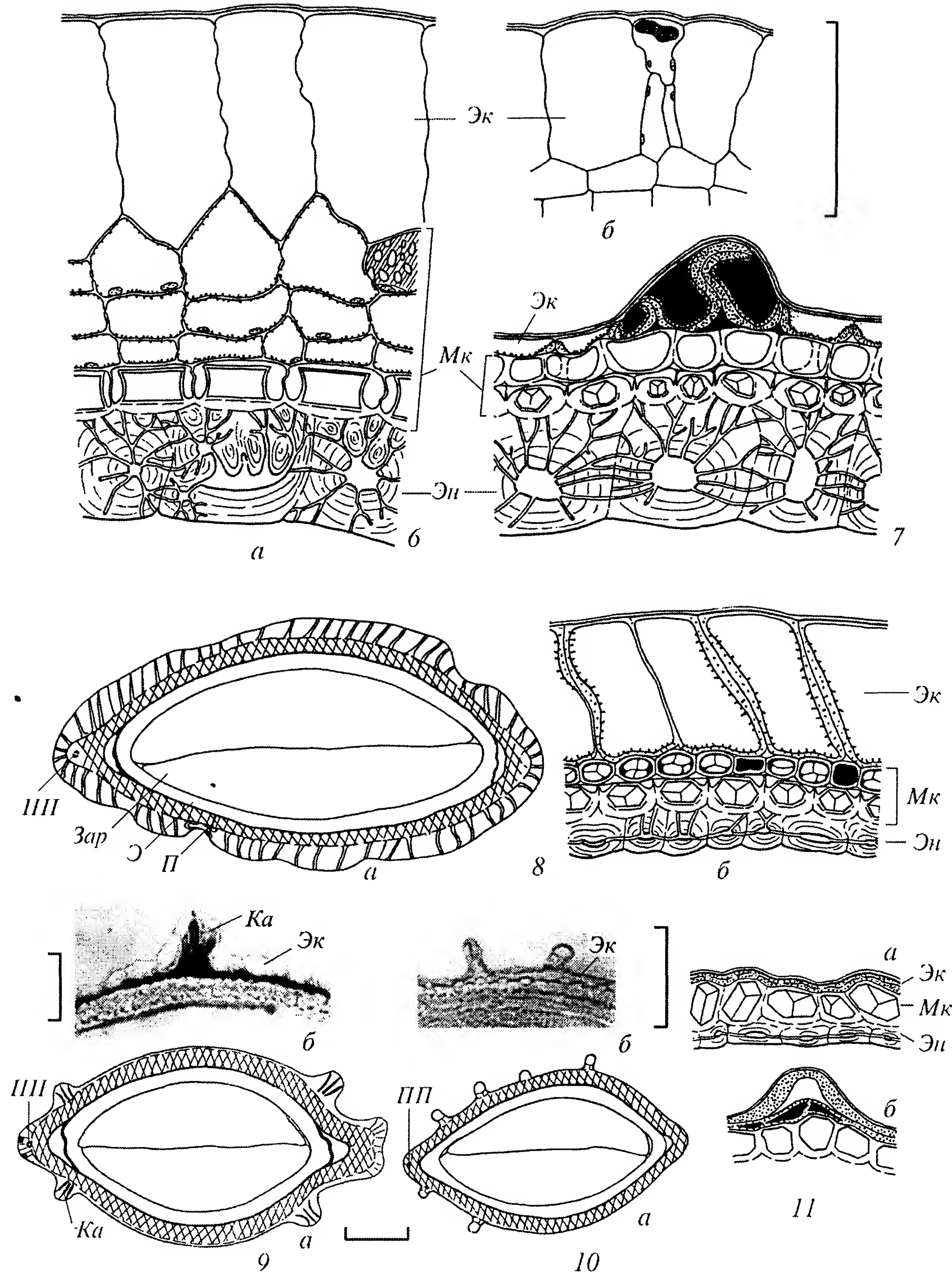


Рис. 2 (*продолжение*).

(рис. 2, *3а*, *б*). Слизевые клетки достигают высоты 25—50 мкм после набухания слизи. Пленчатый экзокарпий может быть образован сжатыми клетками почти без содержимого (рис. 2, *4*) либо содержащими большое количество хлоропластов и танины в 2 слоях (рис. 2, *5*). В мелких плодах *P. peploides*, *P. hyalina* (рис. 2, *10б*) и *P. microphylla* (рис. 2, *11а*) он представлен коричневой, на срезе бесструктурной пленкой 2—8 мкм толщ. из сжатых танинсодержащих клеток. Степень сжатия клеток в ряду перечисленных видов увеличивается, а количество танинов уменьшается. Особен-

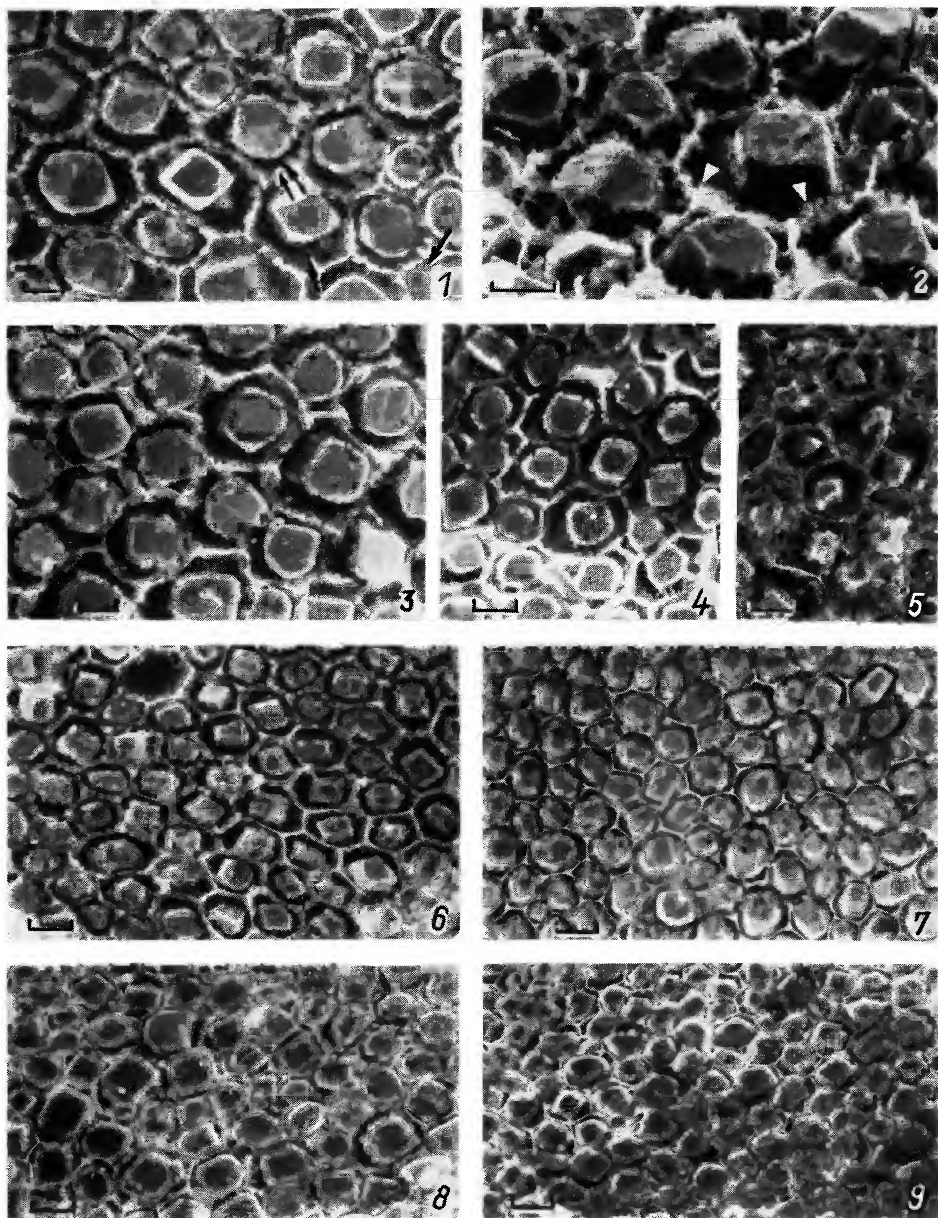


Рис. 3. Кристаллоносный слой перикарпия у видов рода *Pilea* (вид сверху, наружная стенка клеток удалена, SEM).

1, 2 — P. mongolica; *3 — P. angulata*; *4 — P. boniana*; *5 — P. scripta*; *6 — P. anisophylla*; *7 — P. hyalina*; *8 — ? P. symmeria*; *9 — P. spruceana*. Стрелкой показаны поры на НТС кристаллоносных клеток, треугольниками — утолщения их РС. Масштабная линейка — 10 мкм.

ностью данного рода является необязательность признака наличия слизи для всех плодов одного вида. Даже в пределах одного плода экзокарпий нередко неравномерно-слизевый с чередующимися слизесодержащими и пленчатыми участками.

Экзокарпий образован часто клетками 2 типов (второй — в выступающих участках): слизевыми и таниновыми (*P. angulata*, рис. 2, *6а*, *б*) либо сжатыми почти без содержимого и таниновыми (*P. hamaoi*, рис. 2, *3а*; *P. pumila*, *P. scripta*, рис. 2, *7*), у *P. spruceana* (рис. 2, *9а*, *б*; табл. I, *12*, *13*) — уплощенными и радиально удлиненными,

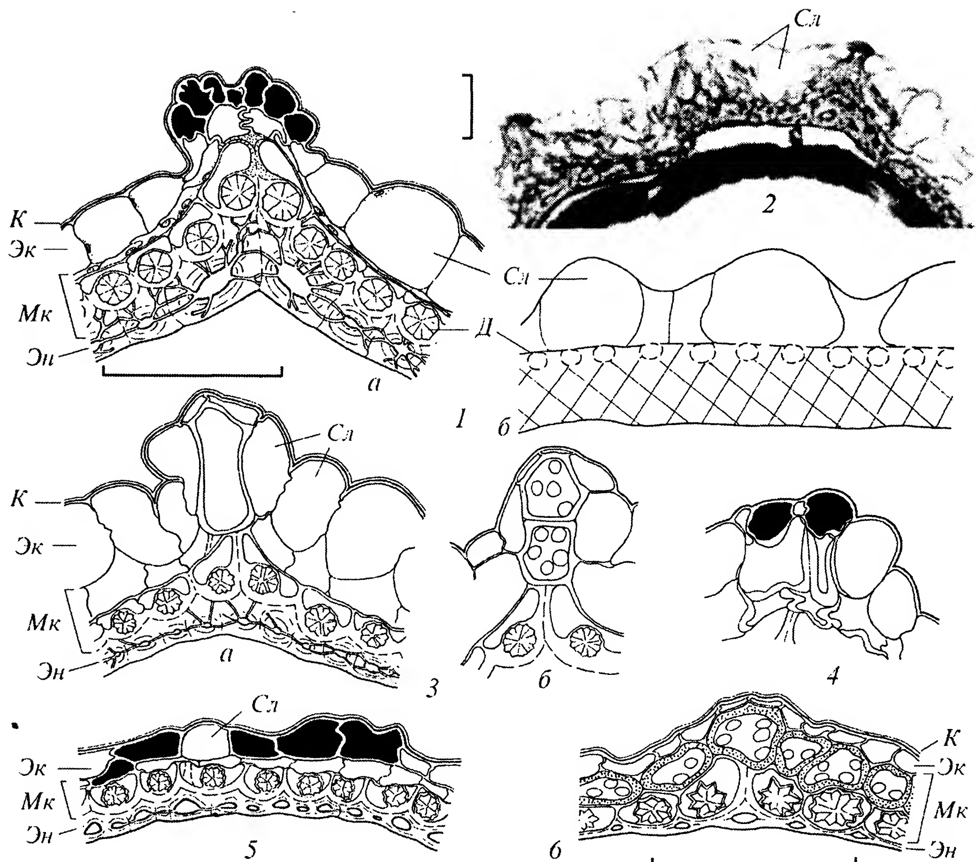


Рис. 4. Строение перикарпия у представителей родов *Elatostema* и *Pellionia* на поперечном срезе.

1 — *Pellionia heyneana* (*а* — фрагмент перикарпия, *б* — схема); *2* — *P. scabra*; *3* — *Elatostema laetevirens*: *а*, *б* — фрагменты перикарпия; *4* — *E. sessile*, фрагмент бугорка перикарпия; *5* — *E. palustre*, *6* — *E. stipulosum*. *Д* — друзы оксалата кальция. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабная линейка — 0.05 мм.

оба типа, по-видимому, слизесодержащие с небольшим количеством слизи. Те и другие могут иметь утолщения на РС с зернистой внутренней поверхностью, лучше развитые (в виде сдвоенных вертикальных тяжей на оболочках смежных клеток) в бугорках или кайме (рис. 2, *6*, *9б*). У *P. spruceana* утолщения кольцевые в основании РС уплощенных клеток, и в виде тяжей — в кайме. У *P. mongolica* (рис. 2, *1а*, *б*) и *P. boniana* (рис. 1, *2а*, *б*) имеются клетки экзокарпия 3 типов: слизевые, сжатые без слизи, в бугорках — таниновые (*P. mongolica*) или сходные с гидроцитами (*P. boniana*). У *P. symmeria* (рис. 2, *8*; табл. I, *17*) клетки экзокарпия, очевидно, однотипные — за редким исключением слизевые (с небольшим количеством слизи), снабженные утолщениями на РС в виде вертикальных сдвоенных тяжей, имеющих зернистую внутреннюю поверхность. Пектины (вещества слизи) локализованы и в этих тяжах. В некоторых плодах данного вида слизь отсутствует или имеется лишь в области ребер.

М е з о к а р п и й 1—7-слойный, состоит обычно из 2 зон: наружной паренхимной, часто однослойной хлоренхимы, из более или менее сжатых тонкостенных клеток, содержащих хлоропласты, и внутренней кристаллоносной из 1 слоя содержащих кристаллы клеток. В самых мелких плодах в мезокарпии различим лишь кристаллоносный слой (рис. 2, *10б*, *11а*). Наружный слой мезокарпия у некоторых видов (*P. anisophylla*, *P. elegans*, *P. symmeria*) содержит танины, а у *P. symmeria* (рис. 2, *8б*; табл. I, *17*), кроме того, бесцветные глобулы. В растворе IKI глобулы приобретают

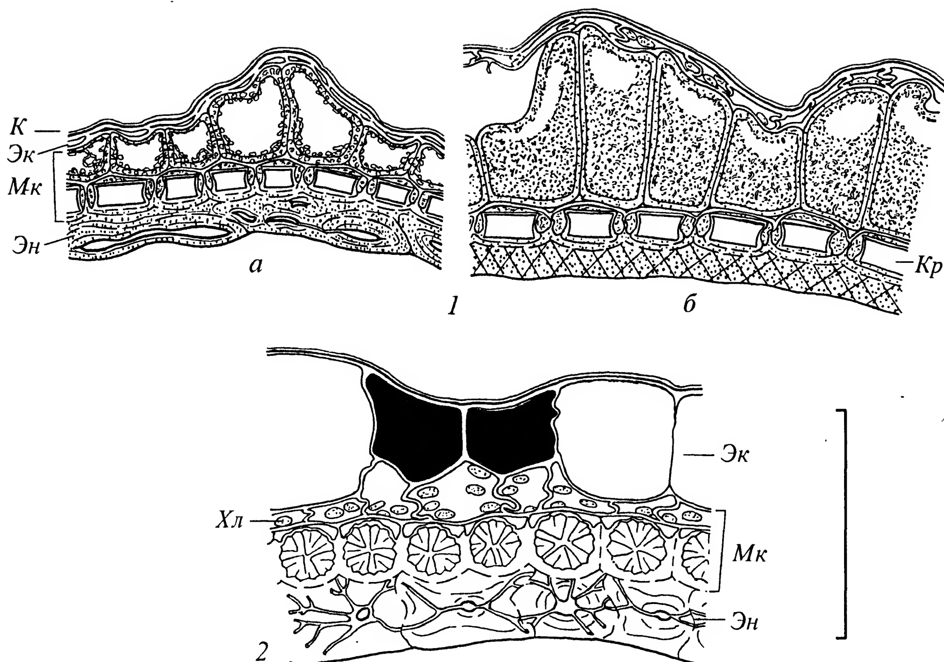


Рис. 5. Строение перикарпия у представителей родов *Lecanthus* и *Procris* на поперечном срезе.

1, 2 — *L. peduncularis* (*а, б* — разные образцы), *2* — *Procris crenata*. Обозначения те же, что и на рис. 1—3. Масштабная линейка — 0.05 мм.

коричневатую окраску, что указывает на их белковую природу. У *P. mongolica* и *P. fontana* клетки этого слоя, возможно, слизесодержащие, у *P. spruceana* слой превращен в танинсодержащую пленку. У ряда видов наружный слой мезокарпия образован клетками 2 типов — сжатых и радиально удлиненных, у *P. hamaoi* высокие клетки находятся под таниновыми экзокарпия (рис. 2, *3а*, *б*), они имеют довольно тонкую мелкопористую оболочку. Для наружного слоя мезокарпия *P. scripta* характерны округлые в сечении клетки с неравномерно утолщенной оболочкой (рис. 2, *7*). У *P. angulata* и *P. stipulosa* наружная зона мезокарпия 4—7-слойная, образована содержащими хлоропласты клетками с утолщенной пористой и импрегнированной танинами оболочкой, внутренняя поверхность которой зернистая (рис. 2, *6а*; табл. I, *6—8*). В бугорках у первого вида клетки наружного слоя радиально удлинены (рис. 2, *6б*), у второго вида — сжаты, число клеточных слоев больше, чем между бугорками.

Кристаллоносные клетки могут быть 3 типов: 1) крупные, с кристаллом, занимающим лишь часть объема клетки и прикрепленным к ее ВТС (рис. 1, *2б*; 2, *1б*, *2*, *3б*, *6а*; 3, *1—4*), у *P. mongolica* пористой (рис. 3, *2*), с тонкими нелигнифицированными РС клеток, часто снабженными вертикальными, иногда анастомозирующими тяжами утолщений (табл. I, *10*, *11*; рис. 3, *2*); 2) мелкие, почти полностью заполненные кристаллом, оболочка которого соединена с их лигнифицированными РС (рис. 2, *4*, *8б*, *9б*, *10б*, *11*; рис. 3, *7—9*); 3) мелкие, с мелким кристаллом, занимающим лишь часть объема клетки, заключенным в очень толстую лигнифицированную оболочку (рис. 2, *7*; 3, *5*); переходной формы между 1 и 2 типами — оболочка кристалла соединяется с РС клетки лишь в ее основании — *P. anisophylla* (рис. 2, *5*; 3, *6*).

Кристаллы призматические, 5—20 мкм в диам. и 3—10 мкм выс., на срезе различной формы: 6-угольные, квадратные, прямоугольные, иногда прямоугольные со слабо вогнутыми боковыми сторонами, у большинства видов они ± уплощенные и вытянутые тангенциально, у *P. funkikensis*, *P. glabra* и *P. scripta* часто изодиаметри-

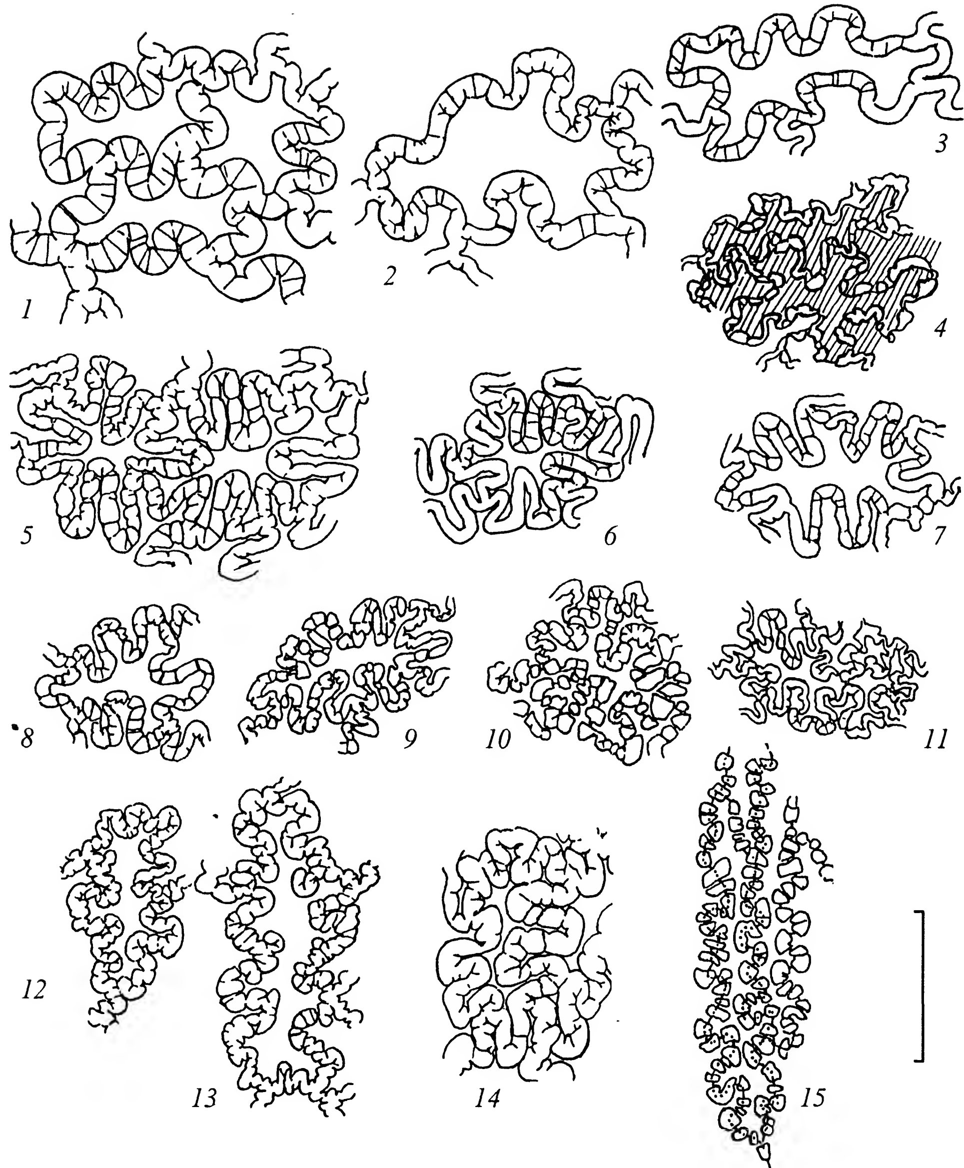


Рис. 6. Склереиды эндокарпия в плане у представителей трибы *Lecantheae*.

1—11 — *Pilea*: *1* — *P. boniana*, *2* — *P. mongolica*, *3* — *P. pumila*, *4* — *P. fontana*, *5* — *P. angulata*, *6* — *P. anisophylla*, *7* — *P. cavaleriei*, *8* — *P. scripta*, *9* — *P. spruceana*, *10* — *P. hyalina*, *11* — *P. peploides*; *12* — *Pellionia heyneana*; *13* — *P. scabra*; *14* — *Procris laevigata*; *15* — *Elatostema sessile*. Штриховой линией обозначено содержимое склереид у *P. fontana*. Масштабная линейка — 0.05 мм.

ческие. У некоторых образцов *P. microphylla* и *P. peploides* кристаллы ориентированы в разных направлениях и нередко расположены в клетке наклонно. У кристаллов *P. angulata* (рис. 3, *3*) и частично *P. mongolica* (рис. 6, *1*) углы несколько сглажены, так что их форма приближается к цилиндрической (дисковидной).

Эндокарпий 8—50 мкм толщ., с ровной или, благодаря выпуклой наружной тангенциальной стенке склереид, волнистой внутренней границей, у *P. angulata*, *P. stipulosa* и *P. viridissima* эндокарпий не лигнифицирован. Склереиды (рис. 6, *1—11*) в основном слегка удлинены вдоль плода, различаются по величине и извилис-

ТАБЛИЦА 1

Величина плода и строение перикарпия у представителей рода *Pilea*

Вид	Величина плода, мм	Перикарпий: Лигнин	Перикарпий: Толщина, мкм	Перикарпий: Число слоев	Экзокарпий	Мезокарпий: Наличие клеток с утолщенной оболочкой в наружном слое(ях)	Мезокарпий: Тип кристаллоносной клетки	Мезокарпий: Форма кристаллов на срезе	Мезокарпий: Длина и высота кристаллов, мкм	Эндокарпий: Толщина, мкм	Эндокарпий: Внутренняя граница
P. angulata	0.9—1.7		90—115	7—8	Слизесодержащий, в бугорках с танинами	+ Слабо утолщена в 4—5 слоях	1	Прямоугольные с ± вогнутыми боковыми сторонами	13—15 × 8—10	25—28	Ровная
P. anisophylla	1.1—1.2	+	25—30	4	2-слойный пленчатый, зеленоватый	—	Переходный	Полигональные прямоугольные	8—13 × 6—8	10—13	Волнистая
P. boniana	1.7—2.0	+	40—115	4	Неравномерно-слизевый, в бугорках клетки с утолщениями на РС	+ Все	1	Прямоугольные с ± вогнутыми боковыми сторонами	10—13 × 5—8	15—20	Слабо волнистая
P. cavaleriei	0.7—0.8	+	23—28	4	Пленчатый	+ В бугорках	2	Полигональные	5—10 × 3—4	5—8	Волнистая
*P. elegans**	0.8—1.2	+	25—30	4	?Пленчатый	?—	2	То же, часто вогнутые	7—13 × 3—6	10—13	»
P. fontana	1.2—2.0	+	35—55	4	Неравномерно-слизевый, в бугорках с танинами	—	1	Полигональные	10—13 × 5—7	8—13	»
*P. funkikensis**	~ 1.0	+	60—65	4—5	Слизесодержащий, отдельные клетки с утолщениями на РС	—	2	Полигональные квадратные, прямоугольные	5—8 × 5—7	25—30**	Слабо волнистая
*P. glabra**	~ 1.0	+	60—65	4	Пленчатый, в бугорках с танинами	+ В бугорках ?	2	То же	5—13 × 5—10	40—50**	Волнистая
P. hamaoi	1.5—2.0	+	30—65	4	Из чередующихся пленчатых и таниновых участков	+ Слабо утолщена	1	Полигональные	15—20 × 10	13—22	»

P. hyalina	0.3—0.4	+	18—20	3—4	В виде коричневой пленки	+ В бугорках	2	Полигональные	5—10 × 5—7	5—8	± Ровная
P. microphylla	0.4—0.6	+	10—23	3	То же	—	2	»	4—13 × 4—10	4—7	Волнистая
P. mongolica	1.5—2.0	+	60—100	4	Неравномерно-слизевый, в бугорках с танинами	—	1	Полигональные прямоугольные, иногда с ± вогнутыми боковыми сторонами	10—18 × 6—10	20—25	»
P. peploides	0.5—0.8	+	18—25	3	В виде коричневой пленки	—/+ В кайме	2	Полигональные	5—13 × 5—10	8—13	»
P. pumila	1.3—1.6	+/—	20—35	4	Из чередующихся пленчатых и таниновых участков	+ В бугорках	1	Полигональные прямоугольные	10—18 × 5—8	10—18	»
P. scripta	1.0—1.1	+	50—65	5	Пленчатый, в бугорках из танинсодержащих клеток с утолщениями на РС	+ Все	3	Полигональные	7—10 × 5—10	Ок. 30**	Слабо волнистая
P. spruceana	0.6—0.7	+	30—35	4	?Слизесодержащий, клетки с утолщениями на РС, различающимися в кайме и на остальной части плода	—	2	Полигональные прямоугольные	5—8 × 3—5	12—15	Волнистая
P. stipulosa	1.5—1.7	—	160—180	8—9	Пленчатый	+ В 5—7 слоях	1	Прямоугольные с ± вогнутыми боковыми сторонами	15—18 × 8—10	40—50	± Ровная
P. symmeria	1.0—1.1	+	30—55	4	Слизесодержащий, клетки с утолщениями на РС	—	2	Полигональные прямоугольные	8—13 × 5—7	8—10	Слабо волнистая
P. viridissima	1.3—1.5	—	60—70	4	Пленчатый, в бугорках с танинами	—	1	Полигональные прямоугольные, иногда с ± вогнутыми боковыми сторонами	13—18 × 7—10	20—30	Волнистая

Примечание. * — плоды незрелые, ** — приведена толщина эндокарпия в середине латеральных сторон плода, она значительно меняется по окружности плода и приблизительно в 2 раза меньше в области ребер.

тости РС, высоте (от радиально до тангенциально удлиненных), величине и форме полости на срезе, числу поровых каналов и их ветвлению. Можно выделить 5 типов склереид: 1) сравнительно высокие, с более или менее выраженными вертикальными ответвлениями полости в верхнюю часть клетки и многочисленными ветвящимися поровыми каналами — *P. mongolica* (рис. 2, *1б*), *P. hamaoi* (рис. 2, *3б*), *P. angulata* (рис. 2, *6а*) и близкие виды; склереиды *P. fontana* (рис. 2, *2*) выделяются тонкими стенками и наличием в полости пурпурного содержимого; 2) сходные с 1 типом, но со слабо развитыми вертикальными ответвлениями полости — *P. funkikensis*, *P. scripta* (рис. 2, *7*); 3) более или менее уплощенные, без вертикальных ответвлений полости, с небольшим числом поровых каналов, горизонтальные связывают полости соседних склереид — *P. cavaleriei* (рис. 2, *4*), *P. hyalina*, *P. peploides*, *P. symmeria* (рис. 2, *8б*); 4) сильно уплощенные с едва различимой щелевидной полостью — *P. microphylla* (рис. 2, *11а*); 5) невысокие (10—15 мкм), с округлой на срезе полостью и звездчато-расходящимися крупными ветвящимися поровыми каналами в верхней части клетки — *P. spruceana*.

Pellionia

Перикарпий (рис. 4, *1*, *2*; табл. II, *1—3*) 45—60 мкм толщ. У *P. heyneana* и 65—115 мкм — у *P. scabra*, 4-слойный, толще в бугорках, образованных всеми его слоями. *Экзокарпий* слизесодержащий, в бугорках и ребрах — из таниновых клеток, более многочисленных у *P. heyneana*. Слизевые клетки достигают при набухании слизи высоты 35 мкм у *P. heyneana* и 65 мкм у *P. scabra*, различаются в пределах плода по величине (рис. 4, *1б*) и, очевидно, по количеству слизи. По периферии бугорков слизь, по-видимому, может отсутствовать. Наружный слой мезокарпия между бугорками сжат, состоит из уплощенных тонкостенных клеток с хлоропластами (местами, возможно, со слизью). В бугорках у первого вида (рис. 4, *1а*) он образован менее сжатыми клетками с утолщенной оболочкой, у второго (рис. 4, *2*) — радиально удлиненными склереидами с пористой слабо лигнифицированной оболочкой, окруженными толстостенными паренхимными клетками. Внутренний слой мезокарпия содержит друзы оксалата кальция 8—10 мкм в диам. НТС и РС кристаллоносных клеток утолщены, последние в местах схождения нескольких клеток имеют столбиковидные утолщения (лучше развиты у *P. scabra*), особенно высокие и толстые в бугорках, где клетки расположены наклонно. Эндокарпий 8—13 (в бугорках до 25) мкм толщ., слегка складчатый. Склереиды эндокарпия (рис. 6, *12*, *13*) в бугорках более высокие, чем между ними.

Elatostema

Перикарпий 4-слойный, 3 вариантов. 1-й, характерный для ребристых плодов с бугорчатой поверхностью у *E. acuminata*, *E. laetevirens* и *E. sessile*, очень сходен с перикарпием *Pellionia scabra*, однако менее мощный и упрощенного строения (рис. 4, *3*, *4*, табл. II, *7*). Он 45—80 мкм толщ., с высотой слизевых клеток до 20—50 мкм после набухания слизи, в ребрах и бугорках иногда без танинов (рис. 4, *3а, б*). В бугорках сохраняются лишь отдельные клетки типа гидроцитов (у *E. laetevirens* иногда белоксодержащие, рис. 4, *3б*) или небольшие их группы. Оболочка этих клеток (кроме *E. laetevirens*) импрегнирована танинами. У *E. sessile*, в отличие от других видов, клетки невысокие с не утолщенной НТС (рис. 4, *4*). Кристаллоносный слой мезокарпия (табл. II, *8*, *9*) содержит друзы оксалата кальция 5—13 мкм в диам. Эндокарпий 5—15 мкм толщ., слегка складчатый. Склереиды (рис. 6, *15*) удлиненные вдоль плода, узкие, довольно тонкостенные.

2-й вариант строения перикарпия характерен для *E. palustre* и *E. fruticosum*: он без ребер (рис. 4, *5*), с экзокарпием, состоящим в основном из таниновых клеток и мезокарпием из сжатой паренхимы (местами — танинсодержащей); кристаллоносные клетки имеют разную высоту, благодаря чему отдельные друзы оксалата кальция сильно выступают.

У *E. stipulosum* (рис. 4, *б*) имеется 3-й вариант перикарпия — ребристый, между ребрами — 25—30, в ребрах до 70 мкм толщ., с пленчатым экзокарпием и наружным слоем мезокарпия из крупных белоксодержащих клеток, более высоких в бугорках, с утолщенной и импрегнированной танинами оболочкой. Друзы оксалата кальция сравнительно крупные (8—15 мкм дл.), часто тангенциально удлиненные. В ребрах РС смежных кристаллоносных клеток — высокие и утолщенные. Эндокарпий очень тонкий, 2—9 мкм толщ., из уплощенных склереид.

Lecanthus

Перикарпий (рис. 5, *1а, б*; табл. I, *20—22*) 4-слойный, 35—80 мкм в бугорках и 15—55 мкм между ними, несколько различается по толщине и структуре у изученных образцов. Экзокарпий пленчатый, содержит хлоропласты. Мезокарпий 2-слойный, наружный слой состоит из клеток с утолщенной оболочкой (более высоких в бугорках), различающихся у разных образцов по высоте и количеству твердого рыхлого содержимого (показано стрелками на табл. I, *20*, *21*). У экземпляров, определенных как «*L. wightii*», клетки более высокие и содержат большее количество включений. Оболочка кристаллоносных клеток мезокарпия и оболочка кристаллов импрегнированы танинами. Кристаллы дисковидные, имеют на срезе форму прямоугольника со слегка вогнутыми боковыми сторонами, достигают 8—15 мкм в диам. и 5—10 мкм высотой. Они прикреплены к ВТС клеток, свободное от них пространство в полости клеток заполнено игольчатыми включениями (табл. I, *22*). Эндокарпий 7—10 мкм толщ., со слегка волнистой внутренней границей; склереиды слаболопастные, уплощенные, с импрегнированной танинами оболочкой.

Procris

Перикарпий (рис. 5, *2*) 55—65 мкм толщ., сходен у изученных видов. Экзокарпий слизесодержащий, образован на большей части плода слизевыми и таниновыми клетками, чередующимися в небольших группах. Таниновые клетки более или менее выступают на поверхности плода, что создает его характерную ультраструктуру (табл. II, *10—12*). У *P. laevigata* они более многочисленные, чем слизевые, и иногда образуют сеть, в ячеях которой находятся слизевые клетки. Последние достигают при набухании слизи высоты 25—30 мкм. В основании и на верхушке плода экзокарпий состоит лишь из слизевых клеток. Мезокарпий 2-слойный. Наружный слой состоит из содержащих хлоропласты уплощенных клеток, под таниновыми клетками экзокарпия — менее уплощенных. Кристаллоносный слой содержит друзы оксалата кальция 9—20 мкм в диам., более крупные у *P. laevigata*. Эндокарпий 15—20 мкм толщ., тоньше в области ребер плода, склереиды (рис. 6, *14*) толстостенные, с очень маленькой полостью.

Обсуждение

Проведенное исследование позволило выделить в трибе *Lecantheae* 3 типа и несколько вариантов строения перикарпия.

Тип Urtica (Кравцова, 1997). Основными элементами перикарпия являются слизесодержащий экзокарпий, 2-слойный мезокарпий с паренхимным наружным и кристаллоносным внутренним слоями и склерифицированный эндокарпий (имеется также сходная структура перикарпия с бесслизевым экзокарпием или бо́льшим числом однотипных слоев в мезокарпии). Тип представлен 3 подтипами.

1. Безгидроцитный — в 2 наружных слоях перикарпия имеются таниновые клетки, а не гидроциты. Варианты. 1) Pilea mongolica — 4-слойный, со сравнительно крупными кристаллоносными клетками, в которых кристалл занимает лишь часть ее

объема и прикреплен к ВТС; РС этих клеток снабжены вертикальными тяжами утолщений; склереиды эндокарпия высокие, с вертикальными ответвлениями полости в верхнюю часть клетки. Характерен для *P. mongolica* и близких видов; 2) Pilea angulata — многослойный, РС кристаллоносных клеток без утолщений. Характерен для *P. angulata* и *P. stipulosa*; 3) Procris — в экзокарпии слизевые и таниновые клетки часто чередуются, кристаллоносные клетки содержат друзы оксалата кальция. Характерен для рода *Procris* и некоторых видов *Elatostema*.

2. Экзо-гидроцитный — в экзокарпии имеются клетки с неравномерно утолщенной РС (типа гидроцитов). Кристаллоносные клетки мезокарпия сравнительно мелкие, почти полностью заполненные кристаллом, оболочка которого соединена с их лигнифицированными РС. Склереиды эндокарпия большей частью без или со слабо выраженными вертикальными ответвлениями полости в верхнюю часть клетки. Характерен для группы видов рода *Pilea* — *P. funkikensis*, *P. scripta*, *P. spruceana*, *P. symmeria*.

3. Мезо-гидроцитный — в мезокарпии или в 2 наружных слоях перикарпия имеются клетки типа гидроцитов, при этом большее развитие они получают в мезокарпии. Варианты 1) Achudemia — бугорки перикарпия формируются находящимися в мезокарпии гидроцитами. Характерен для *Achudemia japonica* и *Pilea cavaleriei*; 2) Pellionia — бугорки формируются как гидроцитами, так и кристаллоносными клетками мезокарпия, имеющими «уголковые» утолщения на РС. Характерен для *Pellionia* и некоторых видов *Elatostema*; 3) Pilea boniana — клетки типа гидроцитов находятся в 2 наружных слоях перикарпия, больше развиты в мезокарпии. Характерен для *P. boniana*.

Тип Urtica упрощенный — 3-слойный, экзокарпий представлен (кроме выступов) коричневой пленкой с неразличимой на срезе клеточной структурой, наружный слой мезокарпия большей частью облитерирован. Характерен для некоторых видов рода *Pilea* — *P. hyalina*, *P. microphylla* и *P. peploides*.

Тип Lecanthus — 4-слойный, с пленчатым экзокарпием и склерифицированным крупноклетным наружным слоем мезокарпия. Характерен для одноименного рода и одного вида рода *Elatostema* (*E. stipulosum*).

Распределение типов и вариантов перикарпия по родам показано в табл. 2.

В эволюции плодов лекантовых можно предположить следующие тенденции: 1) от макроспермии к микроспермии (прослеживается для всего сем. *Urticaceae* (Berg, 1983) и четко выражена в роде *Pilea*); 2) от характерных для крапивных уплощенных плодов к не уплощенным, в связи с автохорией торпедовидным; 3) от типа Urtica строения перикарпия к типам Urtica упрощенный и Lecanthus; 4) в пределах типа Urtica от безгидроцитного подтипа перикарпия к экзо- и мезо-гидроцитным со специализированными, очевидно, водопроводящими клетками в 2 наружных слоях. Мезо-гидроцитный подтип возник, по-видимому, независимо, с одной стороны, в роде *Pilea* (варианты Achudemia и P. boniana), с другой стороны — в родах *Pellionia* и *Elatostema* (вариант Pellionia); 5) от крупных неориентированных вдоль плода склереид эндокарпия к мелким узким, удлиненным вдоль плода. У *Elatostema* они довольно тонкостенные, слабо лопастные, расположены почти правильными рядами.

С эволюционной точки зрения, относительно крупные плоды некоторых видов рода *Pilea* представляются нам наиболее примитивными в трибе. Значительное разнообразие строения перикарпия в этом роде, возможно, обусловлено отсутствием у плодов полностью покрывающего их дополнительного покрова из околоцветника. 2 типа перикарпия и подтипы типа Urtica соответствуют разным направлениям его специализации. Безгидроцитный тип, характерный для крупных плодов, по-видимому, наиболее близок к исходному типу, однако имеющие сложное строение кристаллоносные клетки и склереиды специализированы. Уменьшение величины плода (табл. 1) происходило у пилей параллельно с изменением цветка — большей частью его редукцией (кроме секции *Achudemia*, где число листочков околоцветника, очевидно, увеличилось) и усилением зигоморфности. Это сопровождалось появлением в перикарпии специализированных клеток, сходных с гидроцитами, изменением

ТАБЛИЦА 2

Типы и варианты строения перикарпия в трибе *Lecantheae*

Род, секция, ряд	Тип перикарпия	Подтип	Вариант
Achudemia	Urtica	Мезо-гидроцитный	Achudemia
Pilea (по Wang, Chen, 1995)	Urtica или сходный, без слизи либо с бóльшим числом слоев		
Sect. *Achudemia*		Мезо-гидроцитный	Pilea boniana
Sect. *Tetrameres*		Экзо-гидроцитный	
Sect. *Urticella:*			
Ser. *Martinianae*		Экзо-гидроцитный	
Ser. *Angulatae*		Безгидроцитный	P. angulata
Ser. *Cavalerianae*		Мезо-гидроцитный	Achudemia
Ser. *Pumilae*		Безгидроцитный	P. mongolica
Ser. *Anisophyllae*		»	P. mongolica
Sect. *Dimeris*	Urtica упрощенный		
Sect. *Pilea*	Urtica упрощенный		
Pellionia			
Sect. *Pileoides*	Urtica	Переходный между без- и мезо-гидроцитным	
Sect. *Pellionia*	Urtica	Мезо-гидроцитный	Pellionia
Elatostema	Urtica	Безгидроцитный	Procris
	Lecanthus	Мезо-гидроцитный	Pellionia
Lecanthus	Lecanthus		
Procris	Urtica	Безгидроцитный	Procris

структуры кристаллоносных клеток, а у некоторых видов — исчезновением слизи. Сравнительно крупные кристаллоносные клетки в перикарпии примитивного типа, имеющие неравномерные утолщения свободных РС и, возможно, выполняющие также функцию гидроцитов, сменяются мелкими клетками, почти полностью заполненными кристаллом, оболочка которого соединена с их лигнифицированными РС. В пылевидных плодах секций *Pilea* и *Dimeris* произошло значительное упрощение структуры перикарпия путем превращения экзокарпия в танинсодержащую недифференцированную пленку и облитерации наружного субэпидермального слоя.

В пылевидных плодах *Elatostema* сохраняются, однако, все 4 слоя перикарпия типа Urtica, в том числе слизесодержащий экзокарпий. Плоды в роде *Elatostema* более мелкие и несут черты вторичного упрощения по отношению к роду *Pellionia*. Сравнение варианта Pellionia строения перикарпия у *Elatostema* и *P. scabra* из типовой секции показывает у первого уменьшение величины клеток, объема бугорков и числа составляющих их гидроцитов, упрощение структуры гидроцитов. Плоды в секц. *Pileoides* рода *Pellionia* сохранили ряд примитивных черт: они не уплощенные и с менее специализированным перикарпием (переходный между безгидроцитным и мезо-гидроцитным подтипами типа Urtica), который, возможно, трансформировался в другие варианты перикарпия у *Elatostema*. У *E. palustris* разная высота кристаллоносных клеток перикарпия и значительная приподнятость отдельных друз оксалата кальция, очевидно, являются следами былых бугорков перикарпия.

В родах *Elatostema*, *Pilea* и *Procris* способ диссеминации ясно отражается в строении перикарпия. У мелких пылевидных плодов *Elatostema* (как и некоторых пилей) перикарпий наиболее тонкий за счет редукции числа клеточных слоев (у *Pilea*) и уменьшения толщины склереид эндокарпия. Это способствует облегчению веса плодов, что важно при автохории. Характерной особенностью перикарпия мир-

мекохорных (а возможно, также эндозоохорных) видов рода *Procris* является крупноклетность, обилие слизи и танинов в экзокарпии, очень крупные друзы оксалата кальция в кристаллоносном слое и крупные толстостенные склереиды эндокарпия.

Полученные результаты позволяют обсудить значение карполого-анатомических признаков для систематики и филогении трибы *Lecantheae*. Широкое распространение перикарпия типа Urtica и наличие гидроцитов в его наружных слоях указывают на родство лекантовых с трибой *Urticeae*. Общими признаками являются зернистая внутренняя поверхность клеточной оболочки в наружном слое мезокарпия и наличие в этих клетках белка. Однако для данной трибы характерны другие подтипы и варианты перикарпия типа Urtica, в частности, с клетками типа гидроцитов только в мезокарпии и собственные типы. Особенностью трибы *Lecantheae* является неравномерно-слизевый экзокарпий, в котором чередуются слизесодержащие и пленчатые участки или экзокарпий, образованный клетками, резко различающимися по количеству слизи. Различия между трибами касаются также формы кристаллических отложений оксалата кальция в перикарпии (у *Urticeae* имеются, за редким исключением, друзы, а у *Lecantheae* — как друзы, так и призматические кристаллы) и характера утолщений оболочек клеток экзокарпия (у *Urticeae* имеются вертикальные тяжи утолщений, вдающиеся в полость неслизевых клеток, а у *Lecantheae* — сдвоенные тяжи на оболочках смежных клеток). В трибе *Lecantheae*, по-видимому, отсутствует четкая дифференциация клеток экзокарпия на слизевые и гидроциты, столь характерная для *Urticeae*. Результаты исследования, таким образом, свидетельствуют о самостоятельности трибы *Lecantheae*, более сходной с *Urticeae*, чем с другими трибами, не только по морфологии цветка (Weddell, 1854, 1856—1857), анатомии древесины (Bonsen, ter Welle, 1984), но и анатомии перикарпия. Нужно отметить, что в отличие от *Urticeae*, у лекантовых не обнаружено примитивное строение перикарпия с недифференцированным на зоны мезокарпием, в первой трибе найденное у древесных *Dendrocnide* (Кравцова, 1997).

Изученные роды лекантовых различаются как по морфологии плода (величине, типу симметрии, характеру поверхности), так и по анатомии перикарпия (типу и вариантам строения, толщине, величине клеток, форме отложений оксалата кальция). Перечисленные признаки могут использоваться для диагностики родов, а в родах *Elatostema* и *Pilea* — групп видов и отдельных видов. По форме кристаллических отложений в перикарпии, как и по листорасположению (очередное или супротивное), можно выделить 2 группы родов: с призматическими кристаллами во внутреннем слое мезокарпия (*Pilea*, *Achudemia*, *Lecanthus*) и с друзами (*Elatostema*, *Pellionia*, *Procris*). Однако по типам строения перикарпия между ними нет четкой границы, так как тип *Lecanthus* встречается в обеих группах. Анализ распределения типов и вариантов строения перикарпия в трибе *Lecantheae* (табл. 2) и возможных направлений его эволюции свидетельствует о родстве рода *Elatostema* с родами *Pellionia*, *Procris* и *Lecanthus*, особенно близком — с родом *Pellionia*. Они составляют однородную группу родов, очевидно, филогенетически более тесно связанных между собой, чем с родом *Pilea*.

В роде *Pilea* группы видов, выделенные на основе строения перикарпия, не соответствуют группам по Weddell (1869): *Integrifoliae* (*P. peploides* и др.), *Heterophyllae* (*P. anisophylla* и др.) и *Dentata*. По мнению I. Friis (1989b), классификация Weddell этого рода основана на искусственных критериях. Как видно из табл. 1 и 2, большее соответствие наблюдается между анатомическими признаками перикарпия и системой рода W. T. Wang, C. J. Chen (1995), разработанной для пилей флоры Китая: структурные особенности перикарпия характеризуют многие секции и ряды близких видов. *Achudemia japonica* и *Pilea boniana* являются, согласно полученным результатам, близкими видами. По-видимому, оправдано включение *Achudemia japonica* в род *Pilea* и помещение этих 2 видов в самостоятельную секцию (Chen, 1982; по: Friis, 1989a). Важно отметить, что для целей систематики рода необходимо провести более широкое сравнительно-карпологическое исследование с привлечением большего числа видов.

Благодарности

В заключение благодарю кураторов Гербариев LE и Дальневосточного Биолого-почвенного ин-та РАН, а также И. А. Грудзинскую и Д. Б. Архангельского за помощь в получении материала, I. Friis и C. C. Berg — за присланную литературу, Л. А. Карцеву — за помощь в работе на СЭМ. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-04-48561 и 01-04-49621).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Грудзинская И. А. Семейство *Urticaceae* // Жизнь растений. 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 284—289.

Кравцова Т. И. Сравнительная анатомия перикарпия в трибе *Urticeae* (*Urticaceae*) // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений (посвященной 150-летию со дня рождения И. П. Бородина) (СПб., 2—6 июня 1997 г.) СПб., 1997. С. 74—75.

Кравцова Т. И., Гельтман Д. В. Анатомия и ультраструктура перикарпия и семенной кожуры у представителей рода *Urtica* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 2. С. 27—44.

Фурст Г. Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М., 1979. 155 с.

Berg C. C. Urticales, their differentiation and systematic position // Plant Syst. Evol., 1977. Suppl. 1. P. 349—374.

Berg C. C. Dispersal and distribution in the *Urticales* — an outline // Sonderbd. Natürwiss. Ver. Hamburg, 1983. Vol. 7. P. 219—229.

Bonsen K. J., ter *Welle B. J. H.* Systematic wood anatomy and affinities of the *Urticaceae* // Bot. Jahrb. Syst. 1984. Bd 105. H. 1. S. 49—71.

Burger W. Urticaceae // Flora Costaricensis (ed. W. Burger). Fieldiana Botany. 1977. Vol. 40. P. 218-283.

Friis I. The *Urticaceae*: a systematic review // Evolution, systematics, and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B. Oxford, 1989a. Vol. 2 «Higher» *Hamamelidae*. P. 285—308.

Friis I. A revision of *Pilea* (*Urticaceae*) in Africa // Kew Bull. 1989b. Vol. 44. N 4. P. 557—600.

Friis I. Urticaceae // K. Kubitzki, J. G. Rohwer, V. Bittrich (eds). The Families and genera of vascular plants. Springer, Berlin et al., 1993. Vol. 2. P. 612—630.

Guérin M. P. Les Urticées: cellules à mucilage, laticifères et canaux sécréteurs // Bull. Soc. Bot. France. 1923. T. 23. N 4. P. 125—136.

Monro A. K. Synopsis of Mesoamerican *Pilea* (*Urticaceae*) including eighteen typifications and a key to the species // Bull. Nat. Hist. Mus. Lond. (Bot.). 2001. Vol. 31. N 1. P. 9—25.

Pijl L. van der. Principles of dispersal in higher plants. 3 ed. Berlin, Heidelberg, New York, 1982. 215 p.

Spjut R. W. A systematic treatment of fruit types // Mem. New York Bot. Gard. 1994. Vol. 70. P. 1—182.

Wang W. T., Chen C. J. Urticaceae // Flora Reipublicae Popularis Sinicae (Delectus florae Reipublicae Popularis Sinicae). 1995. T. 23 (2). 448 p.

Weddell H. A. Revue de la famille des Urticacées // Ann. Sci. Nat., Bot. 1854. Sér. 4, 1. P. 173—212.

Weddell H. A. Monographie de la famille des Urticacées. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris 1856—1857. T. 9. 591 p.

Weddell H. A. Urticacées // De Candolle A. (ed.). Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. 1869. Pars 16, 1. P. 32—235.

SUMMARY

Pericarp structure is investigated in the representatives of 6 genera of the tribe *Lecantheae*. Three pericarp types — Urtica, simplified Urtica and Lecanthus, and several variants of the first type are found; type Lecanthus and most variants of type Urtica are specific. Type Urtica, described for *Urticeae* (Kravtsova, 1997), is widely distributed. Its characteristic features are mucilaginous exocarp, two-layered mesocarp with parenchymatous outer and crystalliferous inner layers, and sclerified endocarp. Sometimes in *Pilea* similar structure occurs but without mucilage or with more homotypic parenchymatous cell layers in the mesocarp. Unlike *Urticeae*, in *Lecantheae* cells with irregular wall thickenings, seemingly conducting water, are located more frequently not in the exocarp, but in the

mesocarp (*Achudemia*, *Pellionia*, some *Pilea* and *Elatostema* species) or lacking (*Procris*, some species of *Pilea* and *Elatostema*). Distinctive traits of this type in *Lecantheae* concern also often irregularly mucilaginous exocarp (with alteration of mucilaginous and membranous parts or cells, differing considerably in quantity of mucilage) and another form of cell wall thickenings in the exocarp cells — double rather than single vertical strands on the walls of adjacent cells. The smallest fruits of some *Pilea* species have pericarp type «simplified Urtica» — 3-layered, without mucilage and with obliterated outer mesocarp layer. Type Lecanthus of pericarp structure, with mechanical layer in the mesocarp, is characteristic for *Lecanthus* and *Elatostema stipulosum*. In addition to noted by C. C. Berg (1983) tendency for all *Urticaceae*, from macrospermy to microspermy, some another trends in the evolution of fruit structure are traced: 1) from usual for *Urticaceae* flattened fruits — to unflattened, in connection with autochory — torpedo-like, 2) from Urtica type of the pericarp structure — to simplified Urtica and, perhaps, Lecanthus types, 3) within Urtica type from subtype without specialized conducting cells — to subtypes with such cells, 4) from large sclereids of the endocarp, not elongated along the fruit — to small ones, longitudinally elongated. The primitive pericarp structure is found in some *Pilea* species (sect. *Urticella*) and *Procris*. Derived similar structure developed, obviously, independently in *Pilea* and *Pellionia*. In *Elatostema* the pericarp is reduced in comparison with that of *Pellionia*. Endocarp structure in *Elatostema* and *Procris* shows features of specialization to a certain mode of dissemination — autochory and myrmecochory (or endozoochory). Within genus *Pilea* the decrease of fruit size was accompanied by development of more specialized or simplified pericarp structure. These processes proceeded simultaneously with change of flower — mainly its reduction and increase of zygomorphy. Our results on genus *Pilea* agree in many points with classification of the Chinese representatives of the genus by W. T. Wang and C. J. Chen (1995). Considering pericarp structure, genus *Achudemia* might be included in *Pilea*, sect. *Achudemia*, as it was proposed by Chen (1982).

УДК 582.842.2(47):575.86

© В. В. Никитин

ТЕНДЕНЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ И РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ ТАКСОНОВ РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*) ФЛОРЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И КАВКАЗА

V. V. NIKITIN. TRENDS OF MORPHOLOGICAL EVOLUTION AND RELATIONSHIPS OF TAXA WITHIN GENUS *VIOLA* (*VIOLACEAE*) OF EASTERN EUROPEAN AND CAUCASIAN FLORA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
e-mail: nikitin@herb.bin.ras.spb.ru
Поступила 03.12.1999
Окончательный вариант получен 06.07.2000

Рассмотрены литературные палеоботанические данные, вопросы филогении, биологической эволюции и частных направлений морфологической эволюции в роде *Viola* L. Дана разносторонняя (морфолого-эколого-географическая) характеристика вероятных предковых форм и происхождения фиалок.
Ключевые слова: филогения, морфологическая эволюция, *Viola*.

Палеоботанические данные

Данные по ископаемым остаткам представителей рода *Viola* можно найти в большом числе палеофлористических исследований. Однако несмотря на кажущееся обилие работ, они дают весьма мало для понимания вопроса о месте и времени происхождения рода.

Практически все работы, выполненные в этом отношении, охватывают лишь территорию Западной и Восточной Европы и Северной Азии (в границах бывшего СССР). Нам не известно о работах подобного плана о фиалках палеофлор Северной и Южной Америки, Африки и Австралии.

Остановимся, однако, вкратце на том, что известно. В ископаемом виде сохранились лишь семена фиалок. Они датируются плейстоценом, плиоценом и миоценом, наиболее ранние находки — олигоценом.

Плейстоценовые и плиоценовые семена фиалок довольно сходны с современными и обычно определяются исследователями как современные виды под вопросом, реже как *Viola* sp. Они известны с территории Западной и Восточной Европы и из Сибири. Например, C. Reid, E. M. Reid (1908) приводят *V. palustris*, *V.* cf. *hirta* (рис. 1, *1*) и *V.* cf. *riviniana* из плиоцена Великобритании; *Viola* sp. 1, *Viola* sp. 2 cf. *lutea* и *Viola* sp. 3 cf. *rupestris* (рис. 1, *2*) из плиоцена немецко-прусской границы (Reid, Reid, 1915). W. Szafer (1954) указывает *Viola* sp., *V.* cf. *palustris* и *V.* cf. *uliginosa* с территории Польши. П. И. Дорофеев (1956, 1957а, б, 1960b, 1964, 1966), П. И. Дорофеев и А. А. Межвилк (1956), Ф. Ю. Величкевич (1990) указывают *Viola* sp. для плиоценовых флор различных районов Восточной Европы и Северной Азии. Дорофеев (1963а), кроме того, приводит рисунки 3 ископаемых семян фиалок (рис. 1, *3*) плейстоценовых флор Белоруссии и Смоленской обл., 8 семян из верхнеплиоценовой флоры Самбугино в Башкирии (Дорофеев, 1977), 5 семян плиоценовой флоры д. Баш-Шиды в Башкирии (Дорофеев, 1962). Рисунок семени *V. uliginosa* раннепли-

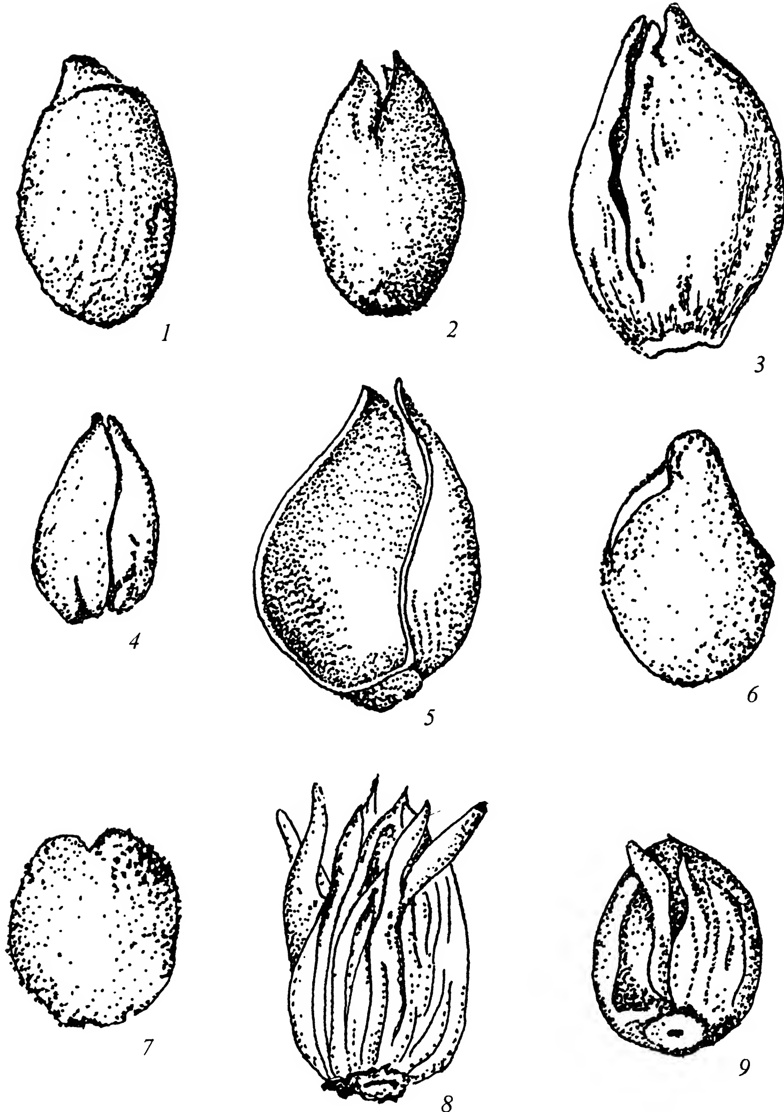


Рис. 1. Ископаемые остатки фиалок.

1 — *Viola* cf. *hirta* (плиоцен Великобритании), по C. Reid, E. M. Reid (1908); *2* — *Viola* sp. 3 cf. *rupestris* (плиоцен немецко-прусской границы), по C. Reid, E. M. Reid (1915); *3* — *Viola* sp. 3 cf. *littoralis* (= *V. sabulosa* (DC.) Boreau) (плейстоцен Белоруссии), по П. И. Дорофееву (1963); *4* — *Viola* sp. (миоцен окр. Одессы), по П. И. Дорофееву (1955); *5* — *Viola* sp. (миоцен Ростовской обл.) по П. И. Дорофееву (1959); *6* — *Viola* sp. (миоцен Якутии — Мамонтовая гора на Алдане), по П. И. Дорофееву (1969); *7* — *V. rimosa* Nikit. (миоцен Якутии — Мамонтовая гора на Алдане), по П. И. Дорофееву (1969); *8* — *V. rimosa* Nikit. (олигоцен Лагерный Сад — окр. Томска) по П. А. Никитину (1965); *9* — *Viola* sp. (олигоцен Лагерный Сад — окр. Томска), по П. А. Никитину (1965).

оценовой флоры д. Исаковки на Иртыше и рисунки семян *V. palustris*, *V. uliginosa* и *Viola* sp. нижне-среднеплиоценовой флоры бурых углей Кривоборья (Воронежская обл.) даны в работах П. А. Никитина (1957, 1978).

Более древние, миоценовые находки семян фиалок также довольно часты. Существование рода *Viola* в миоцене подтверждают семена, определенные как *Viola* sp. и найденные П. И. Дорофеевым в окр. г. Одессы (Дорофеев, 1955) (рис. 1, *4*), в Ростовской обл. (Дорофеев, 1959) (рис. 1, *5*), в Западной (Дорофеев, 1960а, б, 1963б, 1964) и Восточной Сибири (Дорофеев, Тюлина, 1962; Дорофеев, 1964, 1969) (рис. 1, *6*).

В миоцене встречаются весьма интересные семена из палеофлоры хутора Полевского на Урале. Мамонтовой горы на Алдане в Якутии (рис. 1, *7*), средне- и верхнемиоценовых флор Тамбовской обл., отнесенные Дорофеевым (1969, 1970, 1988) к *Viola rimosa* Nikit. Последние отличаются мелко продольно иссеченной, грубо скульптурированной серовато-черной поверхностью и расщепляющейся на отдельные сегменты семенной кожурой. Наиболее ранние находки семян этого вида, как и семян фиалок вообще, датируются олигоценом. Дорофеев (1969, 1970) считал, что *V. rimosa* — характерный для олигоцена вид, «родственные связи которого с современными видами не установлены, но они несомненно весьма далекие». Находки семян *V. rimosa* в миоцене он трактовал как пережиток олигоцена в миоценовой флоре.

Наиболее ранние ископаемые остатки фиалок датируются олигоценом. Их немного и все они сделаны в Западной Сибири. Сюда входят остатки *V. rimosa* и *Viola* sp. из олигоценовой флоры Дунаевского яра на р. Тым в Западной Сибири (Дорофеев, 1960, 1963, 1964), *Viola* sp. из олигоценовой флоры у д. Реженки в Западной Сибири (Дорофеев, 1958), *V. rimosa* и *Viola* sp. из верхнеолигоценовой, аквитанской семенной флоры Лагерного Сада (Томск) (Никитин, 1965) (рис. 1, *8, 9*).

Суммируем вышеизложенное. В плейстоцене и плиоцене ископаемые остатки фиалок отмечены на территории практически всей северной Евразии. Сохранившиеся с этого времени семена фиалок обычно сопоставимы с семенами современных видов. В миоцене ископаемые остатки семян отмечены для различных районов Восточной Европы и Сибири. Степень их сходства с семенами современных видов меньше, и палеоботаники определяют их лишь до рода. Олигоценовые ископаемые остатки фиалок известны лишь из 3 разрезов в Западной Сибири. При этом наряду с типично «фиалковыми» семенами сохранились семена *Viola rimosa*, довольно резко отличающиеся от типичных и известные лишь в ископаемом виде.

Таким образом, на основе анализа доступного палеоботанического материала можно с достоверностью утверждать лишь то, что род *Viola* уже существовал в олигоцене около 30 млн лет тому назад. При этом наряду с типичными формами существовали и другие формы, довольно резко отличающиеся от типа, по крайней мере, строением семян.

Филогения, биологическая эволюция и частные направления морфологической эволюции в роде *Viola*

Первая серьезная попытка оценки эволюционных взаимоотношений и выявления направлений морфологической эволюции в сем. *Violaceae* и роде *Viola* была осуществлена H. Melchior (1925a). Этот автор работал в основном с группами достаточно высокого ранга — с родами и трибами (рис. 2) и лишь отчасти коснулся эволюционных взаимоотношений между секциями рода *Viola* L. Однако его выводы по этому вопросу основываются на анализе комплекса признаков и представляются нам достаточно убедительными. Так, Melchior считал секции *Nosphinium*, *Xylinosium* и *Rubellium* наиболее древними, исходными для рода, на основании того, что для их представителей характерны прямой или слабо изогнутый столбик и деревянистая, кустарникоподобная жизненная форма. Они небогаты видами и имеют узкое, локальное распространение в тропических и субтропических областях. Melchior считал секц. *Delphinopsis* несколько более высоко организованной, далее идут *Dischidium*, *Chamaemelanium*, *Sclerosium* и *Tridens*. Наиболее же эволюционно продвинуты секц. *Nominium* (=*Viola*), *Andinum* и особенно *Melanium*. Они богаты видами, имеют обширные непрерывные ареалы, протянувшиеся от субтропиков до Арктики и максимально удаленные от тропических областей. Их столбик обычно более сложной формы, а жизненная форма травянистая, вплоть до однолетних розеточных растений.

Важное значение для понимания эволюции рода имеют и установленные Melchior (1925a) предположительные направления морфологической эволюции в сем. *Violaceae* (табл. 1), и его вывод о том, что центр происхождения семейства находится в

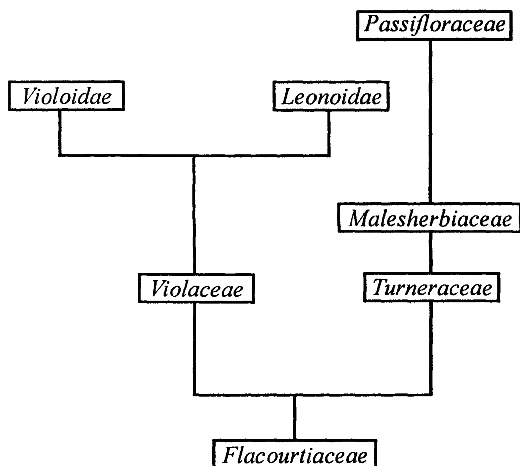


Рис. 2. Схема эволюции порядка *Violales* (sub. nom. Unterreiche *Flacourtiineae*) по H. Melchior (1925a).

тропической Южной Америке, а также описание обобщенного морфологического типа, от которого, по его мнению, могли произойти фиалковые. Согласно H. Melchior, предками *Violaceae* были древесные растения с пятичленными, актиноморфными, обоеполыми, тетрациклическими цветками, с двойным околоцветником и верхней завязью из 5 плодолистиков. Чашечка и венчик имели свободные, спирально расположенные чашелистики без придатков и лепестки, не дифференцированные на отгиб и коготок. Тычинки были одинаковыми и, возможно, имели надсвязник, а гинецей— — унилокулярным, паракарпным, с париетальной плацентацией и многочисленными анатропными семязачатками.

ТАБЛИЦА 1

Исходные и производные признаки строения сем. *Violaceae* и рода *Viola* (по H. Melchior, 1925a)

Признаки	
исходные	производные
Сем. *Violaceae*	
Древесные растения	Кустарники, однолетние розеточные растения
Лист цельный	Лист раздельный
Прилистники цельные, листовидные	Прилистники раздельные, бахромчатые
Соцветия	Одиночные цветки
Цветок актиноморфный	Цветок зигоморфный
Окраска цветков синяя, фиолетовая (антоциан)	Окраска цветков желтая (антохлор)
Шпорец короткий	Шпорец длинный
Столбик прямой	Столбик изогнутый
Нектарники имеются	Нектарники отсутствуют
Хазмогамия	Клейстогамия
Автохория	Мирмекохория
Род *Viola*	
Лист ланцетный, яйцевидный	Лист сердцевидный, почковидный, раздельный

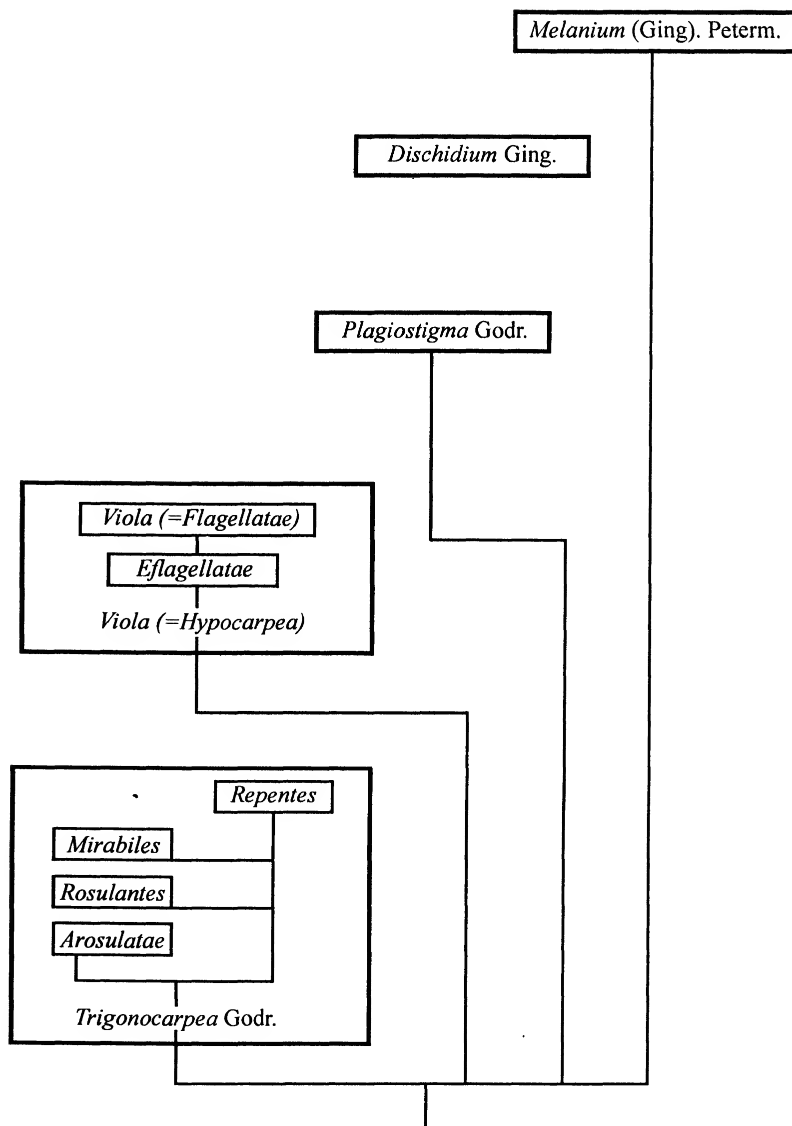


Рис. 3. Родственные связи между некоторыми европейскими таксонами фиалок (по Janchen-Scharfetter, 1953).

R. Scharfetter (1953) излагает взгляды E. Janchen (неопубл.) на родственные связи между некоторыми европейскими таксонами рода *Viola*, близкие описанным выше воззрениям H. Melchior. По Janchen-Scharfetter, из европейских фиалок наиболее примитивны представители секц. *Nominium* s. l. (=*Viola*). Несколько выше эволюционный уровень секц. *Dischidium*, еще выше — *Melanium* (рис. 3).

Датский цитогенетик J. Clausen (1929) видел эволюционные взаимоотношения между некоторыми таксонами фиалок совершенно по-иному. В качестве основного признака он использовал гаплоидное число хромосом, полагая, что более низкое число соответствует более примитивной группе. Остальные же морфологические и географические признаки, хотя вроде бы и обсуждались, на деле не использовались в его филогенетических построениях. Поэтому в основе древа (рис. 4) оказалась секц.

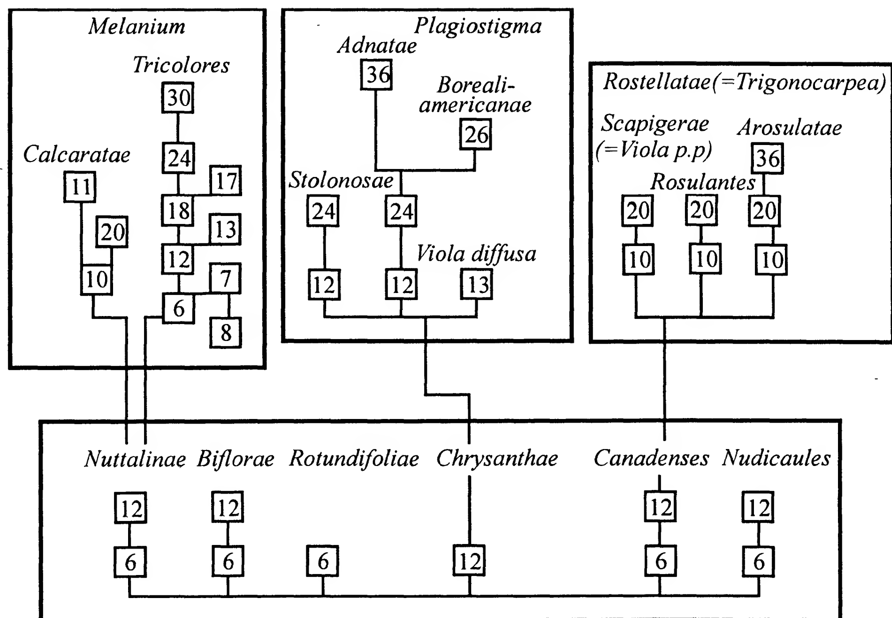


Рис. 4. Схема предположительных филогенетических отношений между основными группами фиалок северного полушария по J. Clausen (1929).

Chamaemelanium, у которой Clausen удалось обнаружить минимальное гаплоидное число хромосом n = 6, 12. В ходе дальнейших цитологических исследований принцип, на котором основаны филогенетические построения Clausen, работавшего на заре цитогенетики, не оправдал себя. Так, минимальное, известное на сегодняшний день гаплоидное число хромосом n = 3 обнаружено M. Erben (1985) у *V. modesta* — высоко специализированного эфемерного вида из подрода *Melanium*. Вместе с тем приуроченность серий гаплоидных чисел хромосом (основного числа хромосом по современной терминологии) к определенным таксономическим группам фиалок, впервые показанная в работах Clausen, имеет важное систематическое и филогенетическое значение и в настоящее время.

Работы Т. И. Серебряковой, Т. В. Богомоловой (1984), Т. В. Богомоловой (1985), в которых дается схема первичных и производных признаков (табл. 2) и рассматриваются вопросы эволюции жизненных форм в роде *Viola*, заслуживают пристального внимания. По мнению этих авторов, для рода исходна двухосно-трехосная жизненная форма с неограниченно моноподиально нарастающими, удлиненными, цветоносными главным и боковыми побегами. В ходе приспособления к произрастанию в сезонном климате происходило укорочение и переход к розеточности главного побега (при сохранении моноподиального роста), в то время как боковые побеги сохраняли прежнее строение, но отмирали в зимнее время (рис. 5, *1*). При этом и главный, и боковые побеги оставались генеративными (вариант *V. mirabilis*).[1]

В дальнейшем эволюция этого типа могла идти по 2 направлениям: 1) превращение главного побега в чисто вегетативный и передача генеративных функций боковым побегам (вариант *V. riviniana*) (рис. 5, *2*); 2) сохранение только главного цветоносного побега (вариант *V. hirta*) (рис. 5, *3*). 1-й из этих вариантов дал безрозеточную жизненную форму с ортотропными неравнодолговечными побегами, верхние междо-

[1] Мы считаем, что *V. mirabilis* весьма специализированный вид, возникший в результате древней гибридизации предковых форм каких-либо видов из секций *Trigonocarpea* и *Viola*. Поэтому использование его в качестве модельного вида для иллюстрации этого варианта жизненной формы представляется нам не совсем удачным.

ТАБЛИЦА 2

Первичные и производные признаки «моделей и жизненных форм» (по Т. И. Серебряковой, Т. В. Богомоловой, 1984)

Признаки	
первичные	производные
Двухосно-трехосные растения	Строго двухосные или строго трехосные растения (побеги дифференцированы на скелетные и цветоносные)
Побеги (и скелетные, и цветоносные) с длительным моноподиальным нарастанием (верхушечная меристема функционирует много лет)	Побеги с ограниченной способностью к моноподиальному нарастанию (верхушечная меристема функционирует относительно недолго)
Позднее и нерегулярное перевершинивание через реитерацию	Относительно раннее и регулярное перевершинивание вплоть до настоящей симподиальной системы с ежегодной сменой порядка побегов
Все листья на скелетных побегах зеленые, срединной формации	Часть листьев (иногда большая) превращена в чешуи
Вечнозеленые или летне-зимне-зеленые растения	Летне-зеленые растения, иногда даже с тенденцией к эфемероидности (*V. uniflora*)
Почки открытые	Почки закрытые
Хамефиты, гемикриптофиты	Геофиты
Система главного корня	Придаточная корневая система
Эпигеогенные корневища	Гипогеогенные корневища
Длительное функционирование корневищ	Быстрое отмирание корневищ
Слабая вегетативная подвижность	Значительная вегетативная подвижность

узлия которых на зиму отмирают, в то время как 1—3 нижних междоузлия зимуют и входят впоследствии в состав эпиогенного корневища (вариант *V. canina*) (рис. 5, *4*). 2-й вариант мог преобразоваться в формы, имеющие не только чисто розеточные, но и корневищно-розеточные побеги (вариант *V. odorata*) (рис. 5, *5*), в дальнейшем могущие дать чисто корневищную жизненную форму (вариант *V. epipsila*) (рис. 5, *6*). В качестве возможного альтернативного варианта возникновения розеточной жизненной формы с ползучими побегами (вариант *V. odorata*) (рис. 5, *5*) рассматривается ее возможное происхождение из двух-, трехосной жизненной формы (вариант *V. mirabilis*) (рис. 5, *1*) путем полегания и укоренения боковых ортотропных побегов.

Предположения о направлениях морфологической эволюции жизненных форм, высказанные Серебряковой, Богомоловой (1984), представляются нам весьма обоснованными и логичными. Они позволяют по-новому оценить эволюционное значение некоторых других признаков (например, анатомических).

W. Rössler (1943) попытался привлечь признаки наличия и расположения секреторных клеток в листовых пластинках фиалок для построения филогенетической системы рода *Viola*. На основании того, что в наиболее примитивной (из изученных им) секц. *Xylinosium* секреторные клетки расположены лишь в жилках листовой пластинки, в более высоко организованных группах секц. *Nominium* (=subgen. *Viola*) — *Rostratae* (=sect. *Trigonocarpea*) и *Stolonosae* (=sect. *Plagiostigma*) — в жилках и эпидерме или в жилках и мезофилле соответственно, а в наиболее высоко продвинутой секц. (=подроде) *Melanium* они вообще отсутствуют, он выстроил исследованные им таксоны в ряд, начинающийся более примитивными и заканчивающийся более продвинутыми.

I. Sect. *Xylinosium* W. Bckr.
II. Sect. *Delphinopsis* W. Bckr.
III. Sect. *Nominium* Ging.
A. *Rostratae* Kupffer
a) *Mirabiles* Nym.
b) *Rosulantes* Borb.
c) *Arosulatae* Borb.
d) *Repentes* Kupffer
B. *Stolonosae* Kupffer
C. *Adnatae* W. Bckr.
D. *Lignosae* W. Bckr.
E. *Uncinatae* Kupffer
IV. Sect. *Dischidium* Ging.
V. Sect. *Melanium* Ging.

Такой подход, основанный на единственном признаке, на наш взгляд, не может дать естественного распределения таксонов, и в некоторых случаях родственные группы попадают в разные части системы. Так, например, мы считаем, что *Rostratae* (=sect. *Trigonocarpea*) и *Uncinatae* (=sect. *Viola*) достаточно близкородственны и не могут разделяться неродственными группами *Stolonosae* (=*Plagiostigma*), *Adnatae* и *Lignosae*.

При определении эволюционной значимости морфологических признаков представителей современных таксонов рода автор статьи исходил из наиболее широко признаваемых в настоящее время взглядов (Jeffrey, 1899, 1930; Hallier, 1901, 1905, 1912; Bailey, 1910, 1911, 1912; Eames, 1910, 1911, 1961; Hemenway, 1913; Sinnot, 1914; Sinnot, Bailey, 1914, 1922; Jeffrey, Torrey, 1921a, b; Александров, Александрова, 1928; Тахтаджян, 1943, 1948, 1964; Arber, 1950; Серебряков, 1952, 1954, 1955; Яценко-Хмелевский, 1958; Голубев, 1959а, б, 1960; Takhtajan, 1959, 1991 etc.), согласно которым путь от деревьев (или кустарников) к травам является основным направлением эволюции покрытосеменных. Поэтому разнообразные признаки, обнаруживаемые у «более деревянистых» видов, мы рассматривали как более примитивные и наоборот, черты строения «более травянистых» таксонов расценивались как вторичные, производные.[2] При этом (в большинстве случаев) установленные таким образом направления эволюции морфологических признаков фиалок соответствовали и подтверждали кодекс примитивных и продвинутых признаков, установленный А. Л. Тахтаджяном (1959, 1964, 1991) для покрытосеменных.

Наиболее же сложным явилось выяснение филетических связей между различными таксонами фиалок, так как, на наш взгляд, сегодняшний уровень развития науки не позволяет достоверно судить, как происходила дивергенция таксономических групп невысокого ранга. Например, судя по признакам современных секций надсекции *Viola* (*Viola* и *Trigonocarpea*) они, несомненно, ближе друг к другу, чем, скажем, к секциям надсекции *Plagiostigma* (*Estolonosae*, *Adnatae* и *Plagiostigma*). Однако из этого вряд ли можно делать безапелляционный вывод о том, что дивергенция гипотетического общего предка привела сначала к обособлению общих предковых групп для каждой из 2 надсекций, а уж потом внутри этих групп дифференцировались современные секции.

Очень вероятно, что это было и так, но могло быть и не так. Все эти секции могли, например, одновременно и независимо дивергировать от общих предков.

---

[2] Взгляды авторов, придерживающихся мнения о том, что анцестральными группами для покрытосеменных являются многолетние травянистые растения, суммированные и разработанные недавно в работе В. А. Недолужко (1997), не представляются нам достаточно убедительными прежде всего в связи с неизбежным при таком подходе признанием полифилетического происхождения покрытосеменных. Определенные сомнения вызывает и принятое в этой работе широкое применение биогенетического закона Геккеля-Мюллера в ботанике, если проростки деревьев имеют травянистую жизненную форму (онтогенез), то и предками древесных растений должны быть растения травянистые (филогенез), и отрицание роли неотении и соматической редукции в эволюции покрытосеменных.

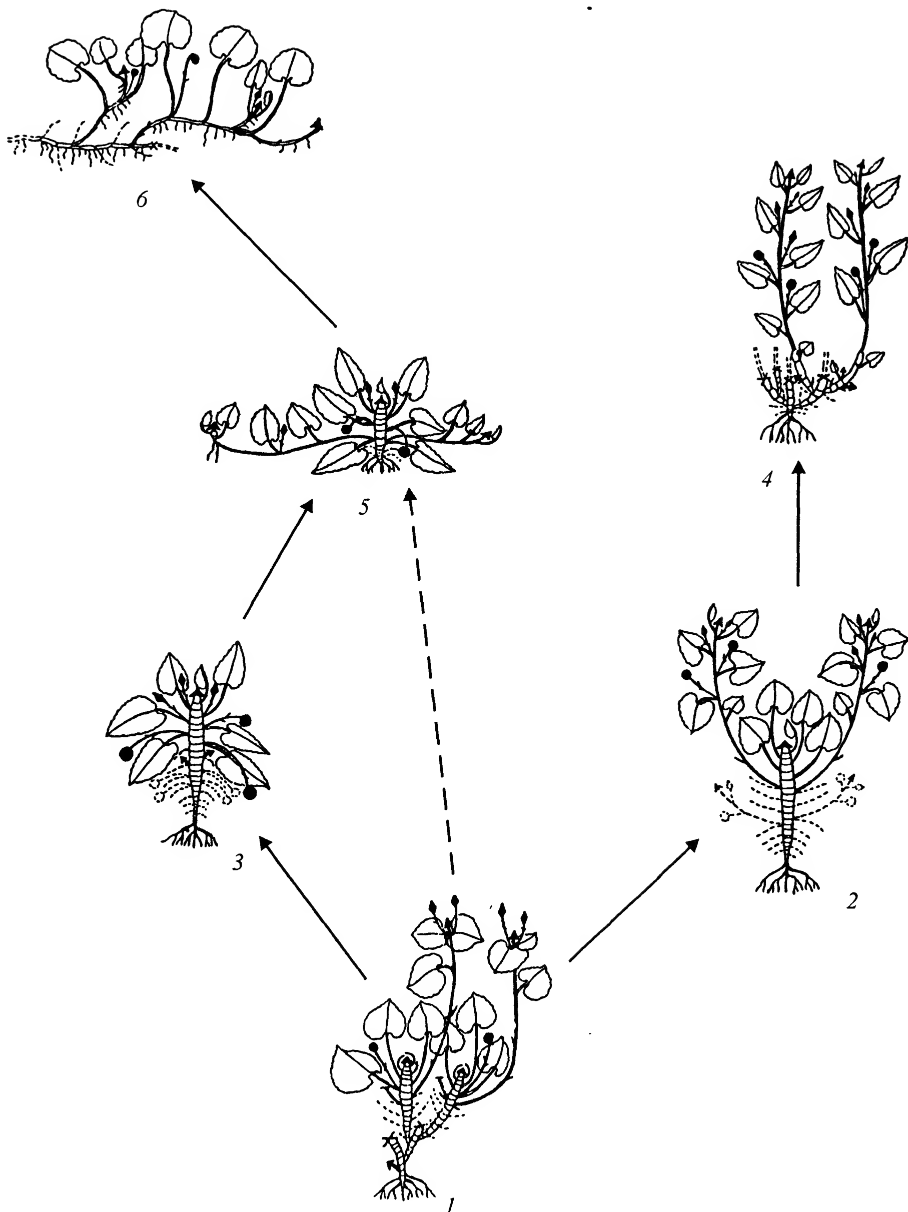


Рис. 5. Эволюция жизненных форм в роде *Viola* L. по Т. И. Серебряковой и Т. В. Богомоловой (1984).

Жизненная форма: *1* — двухосно-трехосная с цветоносными главным и боковыми побегами (вариант *V. mirabilis*); *2* — с цветоносными боковыми побегами и вегетативным главным побегом (вариант *V. riviniana*); *3* — розеточная с цветоносным главным побегом (вариант *V. hirta*); *4* — безрозеточная (вариант *V. canina*); *5* — с розеточными и корневищно-розеточными побегами (вариант *V. odorata*); *6* — корневищная (вариант *V. epipsila*).

А, возможно, какая-то из них, скажем секц. *Viola*, отделилась от общего ствола раньше остальных.

Поэтому попытки построения филогенетического древа, подобного построенному в работе R. Scharfetter (1953) для европейских таксонов рода *Viola* (рис. 3) или H. Melchior (1925b) (рис. 2) для пор. *Violales* (sub nom. Unterreiche *Flacourtiineae*), скорее всего будут в большей или меньшей степени спекулятивными, так как очень трудно судить о том, что было на основании того, что есть. Для того, чтобы уверенно

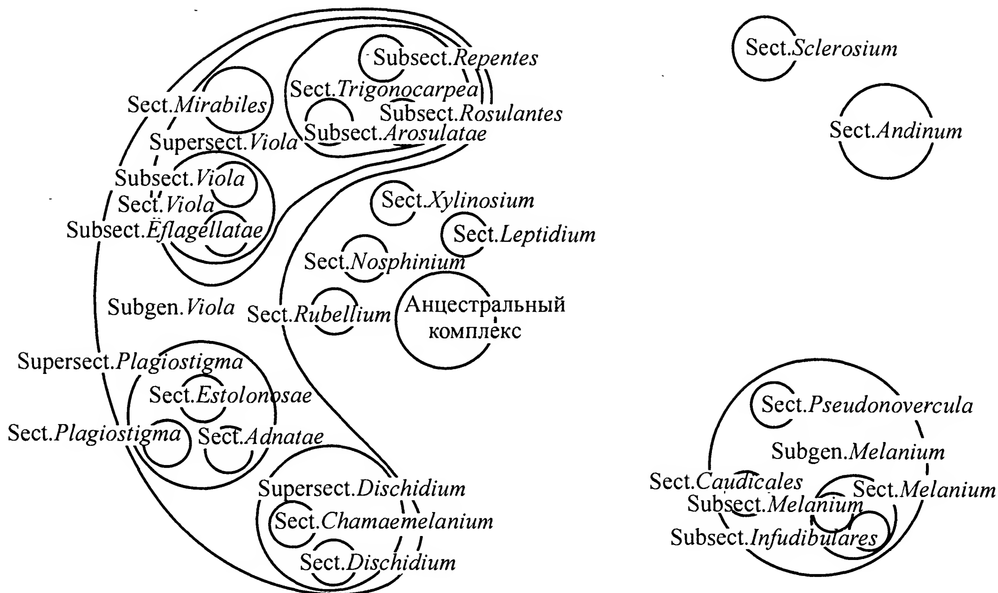


Рис. 6. Схема предположительных родственных связей таксонов рода *Viola* L.

утверждать, что эволюция шла именно так, а не иначе, необходимо иметь значительное количество датированных и хорошо определяемых ископаемых остатков, что пока, увы, представляется совершенно невозможным, особенно при реконструкции процесса преобразований, шедшего в группе травянистых растений относительно низкого ранга, каким является род.

На сегодня можно, в лучшем случае, лишь утверждать, что какая-то группа «А» имеет большее количество признаков и (или) более значимые особенности строения, сближающие ее с группой «В», чем с группами «С» или «D», а также отмечать, что группы «А» и «В» характеризуются признаками, которые по мнению автора являются более примитивными, тогда как для группы «Е», напротив, характерна масса черт, которые, опять же по мнению автора, следует рассматривать как продвинутые.

Поэтому мы, так же, как и многие современные авторы, работающие с различными группами покрытосеменных, пришли к выводу, что более логичным будет заменить традиционную схему ветвящегося филогенетического древа круговой схемой родственных связей, представляющей из себя как бы срез через его крону и оставляющей неизвестным порядок и очередность ветвления (рис. 6). По окружности схемы родственные таксоны расположены ближе друг к другу чем неродственные. Родство в данном случае определяется по сходству современных таксонов и, возможно, но не обязательно, связано с общим происхождением.

Морфологическая эволюция рода *Viola*

Признаки вегетативных органов

Жизненная форма. Наши взгляды на эволюцию жизненных форм фиалок (рис. 7) в основном согласуются с выводами H. Melchior (1925a) по сем. *Violaceae* (табл. 1) и Т. И. Серебряковой, Т. В. Богомоловой (1984) по роду *Viola* L. (рис. 5). Исходной для рода мы так же, как и H. Melchior, считаем кустарниковую жизненную форму с неограниченно моноподиально нарастающими главным и боковыми побегами и сохранившуюся у встречающихся на Гавайских о-вах и в Чили представителей секций *Nosphinium* и *Rubellium* (рис. 7, *1*). В процессе приспособления к произрастанию в

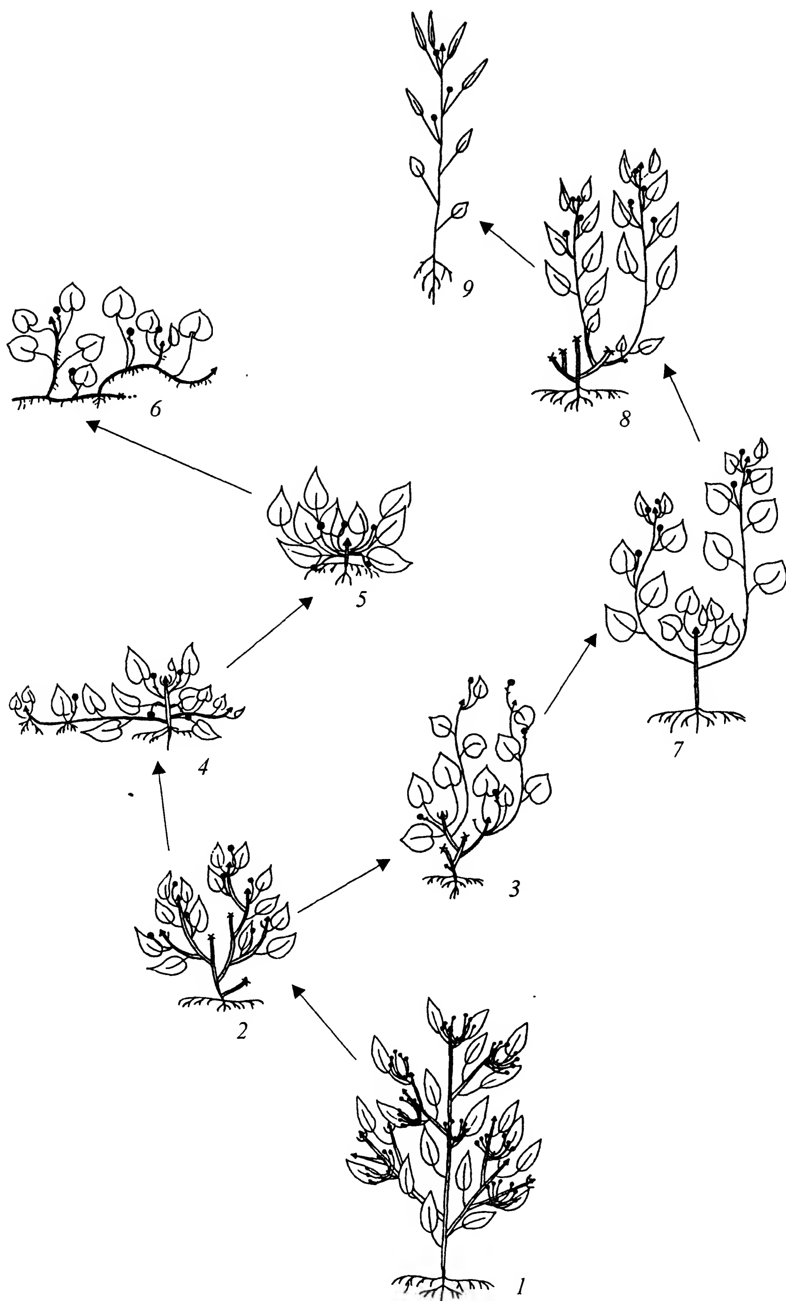


Рис. 7. Взгляды автора на эволюцию жизненных форм в роде *Viola* L.

Жизненная форма: *1* — кустарниковая с неограниченно моноподиально нарастающими главным и боковыми побегами; *2* — полукустарничковая с частично отмирающими главным и боковыми побегами; *3* — многолетняя с многолетним, укороченным, цветоносным главным побегом и удлиненными, отмирающими на зиму, цветоносными боковыми побегами; *4* — с розеточными и корневищно-розеточными побегами; *5* — двухосная моноподиально-розеточная; *6* — с нечетко выраженными розетками и широко расставленными на ползучем побеге листьями; *7* — трехосная с укороченным, не цветущим и неограниченно моноподиально нарастающим розеточным побегом и удлиненными односезонными генеративными побегами; *8* — двухосная симподиально-длиннопобеговая; *9* — однолетняя жизненная форма.

сезонном климате через полукустарнички, подобные распространенным в Капской области и Средиземноморье современным видам секц. *Xylinosium* (рис. 7, *2*), таксоны фиалок выработали многолетнюю жизненную форму с многолетним укороченным цветоносным главным побегом и удлиненными, отмирающими на зиму цветоносными боковыми побегами (рис. 7, *3*). Этот тип жизненной формы отмечен у некоторых видов секц. *Bilobatae* и у *V. mirabilis*, широко распространенной на территории нашей флоры. Однако в последнем случае данный тип жизненной формы скорее всего вторичен.

Мы также считаем, что двухосно-трехосная жизненная форма с ползучими боковыми побегами (рис. 7, *4*) (вариант *V. odorata* по Серебряковой, Богомоловой, 1984) скорее всего (хотя возможно и не во всех случаях) произошла непосредственно от кустарникоподобных фиалок бессезонного климата путем укорочения и перехода к розеточности главного и полегания и укоренения боковых побегов. В пользу данной точки зрения говорит и тот факт, что ксилема в ползучих побегах некоторых исследованных нами образцов *V. suavis* и *V. odorata* имеет по 2 годичных кольца, что сближает эти побеги с многолетними боковыми ветвями тропических кустарниковых фиалок. В этом утверждении мы расходимся с Серебряковой, Богомоловой (1984), которые хотя и допускали возможность возникновения данного типа благодаря полеганию боковых побегов, более склонялись к мысли о его вторичности и происхождении от двухосной, розеточной жизненной формы. Кроме того, эти авторы считали, что если данный вариант двухосно-трехосной жизненной формы и мог произойти таким образом, то он произошел от двухосно-трехосных растений сезонного климата (вариант *V. mirabilis*), и, следовательно, является вторичным по отношению к нему. Впрочем, поддержку последнему утверждению Серебряковой, Богомоловой (1984) дает обнаруженная нами у *V.* × *hyrcanica* Vl. Nikit. способность к укоренению прошлогодних прямостоячих побегов с образованием розетки прикорневых листьев в месте укоренения. Обсуждаемый тип жизненной формы характерен для видов подсекц. *Viola* подрода *Viola*, некоторых не встречающихся на территории нашей флоры видов секц. *Adnatae* (*V. rupicola* Elmer) и секц. *Caudicales* подрода *Melanium*. Близкий и, по-видимому, производный тип жизненной формы с нечетко выраженными розетками и довольно широко расставленными на ползучем побеге листьями характерен для видов секц. *Plagiostigma* (рис. 7, *6*).

В остальном эволюция жизненных форм, по-видимому, шла по направлениям, указанным Серебряковой, Богомоловой (1984) (рис. 2). Относительно примитивная, трехосная жизненная форма с укороченным, не цветущим и неограниченно моноподиально нарастающим розеточным побегом и удлиненными односезонными генеративными побегами (рис. 7, *7*) характерна для видов подсекц. *Rosulantes* секц. *Trigonocarpea* и некоторых видов секций *Dischidium* и *Chamaemelanium*.

Двухосная моноподиально-розеточная жизненная форма с генеративным розеточным побегом, по-видимому, произошедшая из двухосно-трехосной, необычайно широко представлена у фиалок (рис. 7, *5*). Она отмечена у *V. uliginosa* из монотипной подсекц. *Repentes* секц. *Trigonocarpea* и характерна для всех видов подсекц. *Eflagellatae* секц. *Viola*, секций *Estolonosae*, *Adnatae*, встречающихся на территории нашей флоры, а также большинство видов секций *Borealiamericanae*, *Chamaemelanium*, *Andinum* и др. Двухосная симподиально-длиннопобеговая модель (рис. 7, *8*), свойственная видам подсекц. *Arosulatae* секц. *Trigonocarpea*, секц. *Pseudonovercula* подрода *Melanium* и некоторым представителям секц. *Melanium*, вероятно, произошла из трехосной и вторична. В пользу данной точки зрения говорят представленные в работах Серебряковой, Богомоловой (1984) и Л. Н. Филипповой (1987) данные по онтогенезу некоторых относящихся сюда видов, согласно которым на ранних стадиях развития последние имеют розеточную и полурозеточную жизненную форму.

На вершине же эволюции жизненных форм в роде *Viola* L. находятся эфемеры, отмеченные в секциях *Melanium* и *Sclerosium*, и однолетние розеточные растения из группы *Annuae* секц. *Andinum*. Трудно сказать, из какого именно типа жизненной формы сформировались однолетники. Ответ, по-видимому, будет свой для каждой из

перечисленных выше групп. Для встречающихся на территории нашей флоры однолетних видов секц. *Melanium* (рис. 7, 9) наиболее вероятным исходным типом жизненной формы будет симподиальная длиннопобеговая модель, так как когда некоторые однолетние виды этой группы (*V. tricolor*, *V. matutina*, *V. arvensis* и др.) в благоприятных условиях становятся 2—3-летними, их возобновление после перезимовки идет так же, как у двухосных, симподиально-длиннопобеговых многолетних видов.

Листовая пластинка. Согласно Melchior (1925b), эволюция формы листовой пластинки шла от более примитивной ланцетной и яйцевидной к более продвинутой сердцевидной, почковидной и раздельной. Действительно, в наиболее примитивных секциях *Rubellium*, *Leptidium* и *Nosphinium* листья яйцевидные или ланцетные, тогда как в более продвинутом подроде *Viola* они за редкими исключениями сердцевидные, почковидные или раздельные. Однако у видов подрода *Melanium*, стоящего на одной из высших ступеней эволюционной иерархии фиалок, листья обычно имеют яйцевидную или ланцетную форму. Данный пример, на наш взгляд, прекрасно иллюстрирует известное правило гетеробатмии. С эволюцией формы листовой пластинки довольно тесно коррелирует и эволюция формы черешка на поперечном срезе, и степень усиления средней жилки в листовой пластинке (см. ниже).

Наличие бурых секреторных клеток в эпидерме листовой пластинки, по-видимому, следует считать признаком, исходным для рода *Viola*, так как они обнаружены во многих достаточно примитивных, не связанных между собой непосредственным родством и географически удаленных друг от друга секциях *Nosphinium*, *Xylinosium*, *Delphinopsis* и *Trigonocarpea*. Однако применять этот признак для построения системы следует более осторожно, чем это делал W. Rössler (1943).

Черешок. Согласно Тахтаджяну (1964), наиболее эволюционно продвинутым типом черешков покрытосеменных являются цилиндрические черешки с одним проводящим пучком. Такие черешки обнаружены нами у *V. biflora* и *V. caucasica* из достаточно высоко организованной секц. *Dischidium*. Тахтаджян (1964) также отмечал, что с такими черешками обычно связаны листовые пластинки со значительно механически усиленной средней жилкой. У исследованных нами видов секц. *Dischidium* средняя жилка также развита сильнее остальных, хотя говорить о мощной, жесткой средней жилке в данном случае, конечно, не приходится. Однако другие жилки вообще с трудом различимы на поперечном срезе листовых пластинок *V. biflora* и *V. caucasica*.

В противоположность этому наиболее продвинутому типу черешков, установленному А. Л. Тахтаджяном, более примитивными, по-видимому, следует считать уплощенные черешки с многочисленными проводящими пучками, центральный из которых более или менее сопоставим по размерам с другими проводящими пучками или лишь незначительно превосходит их. Однако в данном случае все идет не столь гладко, как хотелось бы. Дело в том, что похожие черешки обнаружены у многих представителей подрода *Melanium* — одного из наиболее высоко эволюционно продвинутых в роде *Viola* (например таких, как *V. arvensis*, *V. matutina*, *V. occulta* и *V. tricolor*). В данном случае мы так же, как и в описанном выше примере с формой листовой пластинки, по-видимому, имеем дело с проявлением гетеробатмии. Комплекс признаков, связанных со строением листа (число добавочных проводящих пучков в черешке, степень развития средней жилки, форма листовой пластинки), сохранил строение, свойственное предковым формам, тогда как другие признаки существенно прогрессировали.

Наряду с этим в роде *Viola* имеются и, если можно так сказать, «положительные» примеры примитивного строения черешков. К таким можно причислить черешки гибридов между видами наиболее примитивной группы наших фиалок — секц. *Trigonocarpea*, в длинных крыльях которых может располагаться до 8 добавочных проводящих пучков, по 4 с каждой стороны. Мы рассматриваем это как появление исходных, предковых черт строения, довольно обычное у гибридов фиалок. Отметим также, что в отличие от видов секц. *Dischidium*, жилки в листовых пластинках видов

секц. *Trigonocarpea* более однородны и иногда даже трудно решить, какая из них средняя.

Прилистники. Прилистники, по-видимому, эволюционировали от цельных, листовидных к шиловидным, шиловидно-бахромчатым, чешуевидно-пленчатым и раздельным, что согласуется с выводом Melchior (1925b) для *Violaceae*, Тахтаджяна (1964) для покрытосеменных вообще и достаточно четко соответствует представленности этого признака в более примитивных и более продвинутых группах наших фиалок.

Стебель. E. Sinnot, J. Bailey (1915) и Тахтаджян (Тахтаджян, 1964; Takhtajan, 1991) сделали вывод о том, что в процессе эволюции происходила прогрессирующая паренхиматизация стебля — в более высоко организованных группах доля паренхимы в нем выше.

Данное заключение, сделанное при сравнении таксонов высокого ранга — семейств и порядков, подтверждается и при сравнении между собой различных подродов и секций рода *Viola* L.

Наиболее примитивным, вероятно, следует считать строение стеблей, обнаруженное C. Skottsberg (1940) у *V. mauensis* и *V. robusta* из архаичной гавайской секц. *Nosphinium*. Паренхиматизация их стеблей очень невелика. Сердцевидные лучи не видны на продольном срезе стебля, а на поперечном представляют из себя узкие, трудно различимые цепочки клеток. Кроме того, примитивными чертами в строении стеблей этих видов следует считать постоянно функционирующий камбий, а также закладку феллогена и образование вторичной коры. Стебли этих видов округлые, в них отсутствуют специализированные экстраксилярные механические ткани (колленхима и склеренхима), и всю механическую нагрузку несет мощно развитая ксилема. Эти признаки, на наш взгляд, служат дополнительным подтверждением примитивности строения стеблей в данной группе.

Несколько больше паренхимы в округлых стеблях *V. kauensis* из секц. *Nosphinium* (Skottsberg, 1940) и *V. stockii* из секц. *Sclerosium* (Betts, 1919), где путем расчленения флоэмы или ксилемы (соответственно) и изменения очертаний ксилемы идет обособление более четко выраженных проводящих пучков. Камбий у этих видов функционирует непродолжительное время, феллоген не закладывается, а вторичная кора не образуется. В пользу несколько более высокого уровня организации стеблей этих видов говорит и наблюдающаяся у них колленхиматизация наружных слоев первичной коры.

Стебли всех видов, изученных в нашей работе, характеризуются гораздо более продвинутыми чертами строения. Их проводящие пучки четко обособлены друг от друга, камбий функционирует крайне непродолжительное время, вторичная кора отсутствует. У наших видов хорошо развиты колленхима и склеренхима, а стебель имеет придающие ему дополнительную жесткость ребра и крылья и никогда не бывает округлым.

Если исходить из взглядов Sinnot, Bailey (1915) и Тахтаджяна (Тахтаджян, 1964; Takhtajan, 1991), то среди представителей нашей флоры наиболее примитивным следует считать строение стеблей у видов подсекц. *Arosulatae* секц. *Trigonocarpea*, где проводящие пучки плотно прилегают друг к другу. Однако границы между пучками у них все-таки хорошо различимы. Кроме того, как отмечалось выше, Серебрякова, Богомолова (1984) и Л. Н. Филиппова (1987) установили, что на ранних этапах онтогенеза представители *Arosulatae* имеют розеточную и полурозеточную жизненную форму. Эти факты наводят на мысль о вторичности сближения первоначально хорошо обособленных проводящих пучков. Впрочем, здесь, конечно, нельзя исключить возможности того, что сближенные проводящие пучки представителей подсек. *Arosulatae* — еще одно проявление принципа гетеробатмии, но первая точка зрения кажется нам предпочтительнее.

Если в отношении того, анатомическое строение стеблей какой из подсекций секц. *Trigonocarpea*, *Arosulatae* или *Rosulantes* более продвинуто, а какой более примитивно, можно вести полемику, то при сравнении секц. *Melanium* подрода *Melanium* со всеми другими исследованными таксонами рода *Viola* L., решение будет

однозначно свидетельствовать в пользу большей продвинутости секц. *Melanium.* И дело здесь не столько в том, что в этой секции проводящие пучки находятся дальше друг от друга, чем в каком-либо другом таксоне фиалок, но главным образом в том, что для нее характерна более совершенная модель обеспечения необходимой жесткости стебля. Здесь арматурные функции делятся между ксилемой и примыкающей к ней одревесневшей межпучковой паренхимой, тогда как во всех других изученных в нашей работе группах рода их обеспечивает цельное кольцо одревесневших протофлоэмных волокон. Таким образом, фиалки секц. *Melanium* «экономят» на формировании дополнительных склеренхимных элементов. Другой момент, подтверждающий эволюционное совершенство строения стеблей секц. *Melanium*, состоит в необычайно сильном развитии воздушных полостей. Между тем, известно, что трубчатый, полый профиль при существенно меньшем расходе материала обеспечивает почти столь же высокую прочность, что и цельный, выполненный внутри.

Таким образом, эволюция стеблей в роде *Viola* шла в направлении: 1) увеличения доли паренхимы в стебле за счет увеличения расстояния между проводящими пучками; 2) сокращения срока деятельности камбия; 3) исчезновения феллогена и вторичной коры; 4) появления специализированных механических тканей — колленхимы экстраксилярной и склеренхимы; 5) появления и увеличения ребер и крыльев; 6) изменения очертаний стебля от круглого к округло-седловидному, треугольно-седловидному и округло-гранистому; 7) изменения расположения специализированных одревесневших тканей от кольцевого к межпучковому; 8) увеличения центральной воздушной полости.

Корневая система. В отношении эволюции корневой системы фиалок мы можем лишь присоединиться к выводу, сделанному Серебряковой, Богомоловой (1984) при анализе жизненных форм фиалок (табл. 2). Согласно их исследованиям, придаточную корневую систему следует считать производным, а систему главного корня исходным типом корневой системы. Такое решение как нельзя лучше соответствует нашим представлениям о примитивности—продвинутости различных таксонов фиалок. Однако следует оговориться, что этот вывод не применим к имеющим систему главного корня однолетникам подрода *Melanium*. Последние, несомненно, более эволюционно продвинуты, чем их придаточно-корневые, многолетние собратья. Наиболее вероятным представляется, что в данном случае система главного корня вторично возникла из придаточной корневой системы при общей перестройке растения в процессе перехода к однолетней жизненной форме.

Признаки генеративных органов

Цветок и соцветие. В эволюции цветка фиалок можно выделить несколько направлений. Одно из них заключается в увеличении степени выраженности зигоморфных признаков строения цветка. Сравнивая по этому признаку представителей современного подрода *Viola*, сохранившего больше примитивных черт строения, с видами продвинутого подрода *Melanium*, можно заметить, что в первом случае боковые лепестки обычно направлены вниз, из-за чего все лепестки образуют между собой более или менее равные углы. Благодаря этому цветок (Никитин, 1998; рис. 2, *1*) кажется «почти актиноморфным» (без учета шпорца, расположенного на нижнем лепестке). У большинства представителей подрода *Melanium*, напротив, боковые лепестки направлены вверх и образуют острые углы с верхними лепестками и тупые с нижним. Такое строение придает цветкам Анютиных глазок более четко выраженный зигоморфный характер (Никитин, 1998; рис. 2, *2*).

Другой аспект эволюции цветка фиалок заключается в усложнении формы столбика (рис. 8, *1—17*). Исходным типом, по-видимому, следует считать прямые столбики, имеющие одинаковую толщину от основания до расположенного на верхушке рыльца. Сходные по форме столбики обнаружены в достаточно примитивной секц. *Leptidium* (рис. 8, *1*) и у *V. mauritii* из подсекц. *Rosulantes* (Никитин, 1998;

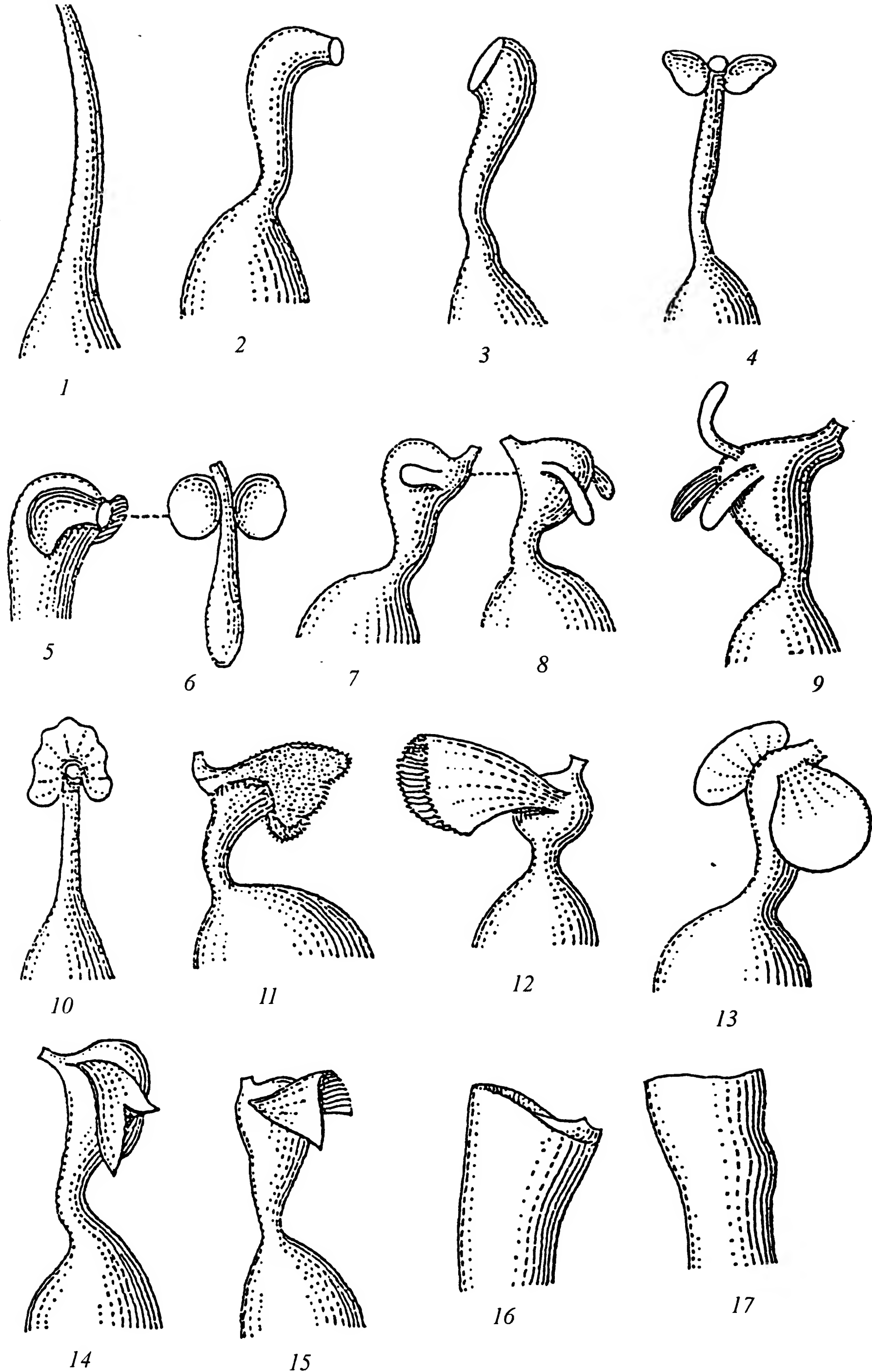


Рис. 8. Морфология столбика видов рода *Viola* L.

1 — Sect. *Leptidium* Ging.: *V. stipularis* Sw.; 2 — Sect. *Rubellium* W. Becker: *V. rubella* Cav.; *3* — Sect. *Nosphinium* W. Becker: *V. mauensis* H. Mann; *4* — Sect. *Sclerosium* W. Becker: *V. somalensis* Engler; *5—6* — Sect. *Sclerosium* W. Becker: *V. etbaica* Schwein.; *7—8* — Sect. *Andinum* W. Becker: *V. pusilla* Hook. et Arn.; *9* — Sect. *Andinum* W. Becker: *V. asterias* Hook. et Arn.; *10* — Sect. *Andinum* W. Becker: *V. calderensis* W. Becker; *11* — Sect *Andinum* W. Becker: *V. nassauvioides* Phil.; *12* — Sect. *Andinum* W. Becker: *V. replicata* W. Becker; *13* — Sect. *Andinum* W. Becker: *V. pygmaea* Poir.; *14* — Sect. *Andinum* W. Becker: *V. hieronymi* W. Becker; *15* — Sect. *Andinum* W. Becker: *V. niederleinii* W. Becker; *16* — *V. abyssinica* Steud.; *17* — *V. filicaulis* Hook. f. (*1—17* по W. Becker, 1925).

рис. 1, *2*). В эволюционно продвинутых группах столбики имеют более сложное строение. Они могут быть головчато или обратно-конусообразно расширенными на верхушке (Никитин, 1998; рис. 1, *12—17*), изогнутыми на верхушке или при основании (Никитин, 1998; рис. 1, *5—8*; рис. 8, *2, 3*). Иногда верхушка столбика бывает покрыта папиллами или снабжена лопастевидными придатками (рис. 8, *4—15*). Это наше предположение так же, как и предыдущее, соответствует выводам Melchior (1925a) по сем. *Violaceae* (табл. 1).

Кроме того, более примитивными, вероятно, следует считать столбики с широким отверстием рыльца, диаметр которого равен или лишь незначительно меньше диаметра самого столбика на его верхушке. Такие столбики отмечены в секциях *Nosphinium*, *Rubellium* и *Leptidium* (рис. 8, *1—3*), сохранивших много примитивных черт строения, и в наиболее примитивной из наших — в секц. *Trigonocarpea*. Маленькое отверстие рыльца, напротив, характерно для таксонов, стоящих на более высоком эволюционном уровне, секций *Viola* (Никитин, 1998; рис. 1, *5, 6*), *Dischidium* (Никитин, 1998; рис. 1, *12*), *Plagiostigma*, *Adnatae* (Никитин, 1998; рис. 1, *8, 9*), *Estolonosae* (Никитин, 1998; рис. 1, *7*) и *Andinum* (рис. 8, *7—15*).

Мы предполагаем, что эволюция гинецея фиалок шла от исходно пятичленного, свойственного предковым формам рода, к трехчленному, характерному для всех современных таксонов. Основанием для этого служит то, что четырех- и пятичленный гинецей отмечен в некоторых родах сем. *Violaceae* (например, *Melicitus*, *Hymenanthera* и *Isodendron*), а также четырех-, пятистворчатые коробочки, обнаруженные M. Gerbault (1922) у некоторых естественных гибридов между видами секц. *Viola*. Последний факт мы интерпретируем как выявляющийся у гибридов анцестральный признак, несвойственный современным представителям рода *Viola* L.

• Другой похожий пример, помогающий определять направления морфологической эволюции фиалок, дают, на наш взгляд, некоторые стерильные гибриды между видами секц. *Trigonocarpea*. Их бесплодные клейстогамные цветки часто бывают собраны по 2—4(9) в пазушные кистевидные или дихазиальные соцветия. Аналогичного эффекта удалось экспериментально добиться E. Bergdolt (1932) у *V. japonica* Landstd. и *V. pinnata* L. после двухнедельной ежедневной обработки культивируемых растений концентрированным раствором азотно-калийно-фосфорной смеси. Это, как нам кажется, также следует рассматривать как проявление предковых признаков или, пользуясь термином, предложенным Тахтаджяном (1941), как «коррелятивную реверсию». На наш взгляд, в данном случае, при разбалансировке генотипа особи в результате гибридизации или вследствие ненормально высокой концентрации минеральных удобрений в почве, начинают фенотипически проявляться относительно более древние, а следовательно, более устойчивые (Тахтаджян, 1954 : 157—158) потенции, заложенные в ее генотипе. Дополнительным подтверждением того, что у фиалок цветки, собранные в соцветия, первичны, а одиночные пазушные цветки вторичны, служит то, что у некоторых видов гавайской секц. *Nosphinium*, сохранившей много архаичных черт строения, все цветки собраны в пазушные соцветия. В других, более продвинутых группах, цветки одиночные, а соцветия появляются как аномальное исключение.

В процессе эволюции, по-видимому, также происходила смена сине-фиолетовой окраски цветка желтой и замена антоциановых пигментов каротиноидами и флавоноидами. Сине-голубые и фиолетовые, быстро выцветающие в гербарии цветки характерны для более примитивных таксонов нашей флоры (секции *Trigonocarpea*, *Viola*, *Plagiostigma*, *Adnatae* и *Estolonosae*). В более продвинутых секциях *Dischidium*, *Chamaemelanium*, *Caudicales* и *Melanium* цветки желтые или пестрые (желто-синие), не выцветающие при длительном гербарном хранении.

Пыльцевые зерна. В секц. *Nosphinium*, являющейся одной из самых примитивных, отмечена лишь трехбороздная беспоровая пыльца. Такие же зерна наряду с трехбороздно-поровыми характерны и для некоторых видов подрода *Viola* (Моносзон, 1954; Алешина, 1978), включающего в себя более примитивные таксоны наших фиалок. В подроде *Melanium*, стоящем на вершине эволюционного развития рода, отмечены лишь 3-, 4-, 5- и 6-бороздно-поровые пыльцевые зерна.

Поры в мембране пыльцевой борозды у видов подрода *Melanium* существенно крупнее, чем у представителей подрода *Viola* (Алешина, 1978).

Таким образом, на примере рода *Viola* подтверждаются выводы Тахтаджяна (Тахтаджян, 1964; Takhtajan, 1991) о направлениях морфологической эволюции оболочек микроспор покрытосеменных: об увеличении числа борозд; о переходе от простобороздных пыльцевых зерен к бороздно-поровым и об увеличении размеров поры.

Кроме того, на наш взгляд, эволюция пыльцы фиалок шла в направлении увеличения размеров пыльцевого зерна, что видно при сравнении подрода *Viola* и *Melanium*, и повышения содержания скошенно-бороздных зерен в составе пыльцы, заметного при сопоставлении секц. *Trigonocarpea* и *Viola*.

Скульптура экзины, вероятно, эволюционировала от мелкозернистой и практически неперфорированной, сохранившейся у представителей современного подрода *Viola*, к незернистой и перфорированной, отмеченной у видов более продвинутого подрода *Melanium*.

J. Walker (1974) и A. Takhtajan (1991) также указывали на то, что неперфорированная экзина — признак, свойственный более примитивным таксонам покрытосеменных.

Плоды и семена. Судя по доступному нам материалу, большинство видов рода имеют продолговато-эллипсоидальные, растрескивающиеся и разбрасывающие семена коробочки, которые, по-видимому, исходны для рода *Viola* L. Эволюция формы коробочки тесно коррелировала с эволюцией типа распространения семян. На наш взгляд, более вероятно, что исходным для рода был менее специализированный диплохорный тип. Его эволюция шла в 2 направлениях: к мирмекохорам, имеющим шарообразные или широкоэллипсоидальные коробочки, и к автохорам, характеризующимся узкоэллипсоидальными коробочками. С эволюцией коробочек и способов распространения семян тесно связана и эволюция самих семян, шедшая в направлении уменьшения размеров семени, ариллуса и зоны присоединения ариллуса к семени при переходе к автохории и в направлении увеличения размеров ариллуса, семени и выработке различных типов скульптуры на поверхности спермодермы при переходе к мирмекохории. Более примитивным типом строения семян, по-видимому, являются довольно крупные семена с ариллусом, расположенным на спинной, брюшной и боковых поверхностях семени; с неровной, шершавой поверхностью, лишенной, однако, специализированных скульптурных элементов.

Родственные связи между таксонами рода *Viola*

Подроды *Viola* и *Melanium* представляют собой 2 резко различающиеся и, по-видимому, давно обособленные линии эволюционного развития фиалок. В поддержку этого утверждения говорят проведенные нами исследования морфологических, анатомических и ультраструктурных особенностей строения их представителей, а также другие признаки, известные по обширной литературе и детально разобранные ранее (Никитин, 1998). На наш взгляд, приведенных там аргументов более чем достаточно для обоснования того, что пути эволюционного развития подродов *Viola* и *Melanium* разошлись очень давно, и что эти группы необычайно резко обособлены друг от друга. Графическим выражением этого обособления на нашей схеме родственных связей таксонов рода *Viola* (рис. 6) является разнесение их в противоположные концы таблицы. Кроме того, сопоставляя признаки подродов *Viola* и *Melanium*, можно сделать вывод о гораздо более высоком уровне эволюционного развития подрода *Melanium*. В пользу этого говорят и более сложная форма столбика, и отчетливо зигоморфные цветки, и весьма совершенная архитектура стебля. Поэтому мы расположили подрод *Viola* ближе к центру схемы (рис. 6), к гипотетическому предку, тогда как подрод *Melanium* размещен на максимальном удалении от него.

Наиболее примитивной надсекцией подрода *Viola*, по-видимому, следует признать надсекц. *Viola*. Виды этой надсекции имеют относительно просто устроенные

столбики, систему главного корня, образуемую многолетними, постоянно нарастающими верхушкой эпиогенными корневищами, камбий в которых может функционировать до 9—14 лет, и именно у гибридов между их видами отмечена большая часть упоминавшихся выше аномалий вроде 4—5-створчатых коробочек и 2—9-цветковых пазушных соцветий. Последнее же, согласно Тахтаджяну (1954 : 158), можно рассматривать как признак, свидетельствующий о большей примитивности группы. Кроме того, они особенно широко распространены в наиболее благоприятных для произрастания фиалок биотопах — в мезотрофных и евтрофных лесах (особенно богаты видами широколиственные леса), в степях и лесостепях.

Более примитивной из 3 секций, входящих в надсекц. *Viola*, является секц. *Trigonocarpea*, столбик представителей которой изогнут менее сильно и имеет более широкое отверстие рыльца, жизненная форма несколько более приближена к анцестральному типу, а способ распространения семян не столь специализирован, как у видов секц. *Viola*. Секц. *Mirabiles*, на наш взгляд, является наиболее молодой группой, по-видимому, произошедшей в результате гибридизации предковых форм секц. *Trigonocarpea* и *Viola*, как и отмечалось выше.

Говорить о том, какая из подсекций секц. *Trigonocarpea* более примитивна, а какая более продвинута, довольно трудно. Несомненно лишь то, что *V. uliginosa* из монотипной подсекц. *Repentes* является наиболее молодым таксоном секц. *Trigonocarpea*. На это указывает ее вегетативно подвижная жизненная форма и освоенные ею заболоченные местообитания, нехарактерные для рода *Viola*.

Сложнее обстоят дела с определением уровня эволюционного развития подсекций *Arosulatae* и *Rosulantes*. Некоторые признаки свидетельствуют в пользу большей примитивности подсекц. *Rosulantes*. К таковым можно отнести трехосную, полурозеточную жизненную форму и необычайно простую форму столбика, отмеченную у относящейся сюда *V. mauritii*. Другие признаки, такие как некрупные, часто по краю бахромчатые прилистники, характерные для большинства видов *Rosulantes* и относительно широко расставленные проводящие пучки в стеблях представителей этой группы, свидетельствуют об обратном. У видов подсекц. *Arosulatae* также одни особенности строения указывают на примитивность группы, тогда как другие говорят прямо противоположное. К числу первых относятся крупные, листовидные прилистники, характерные для многих относящихся сюда видов, и проводящие пучки, тесно примыкающие друг к другу в стеблях. Ко вторым можно причислить рассмотренные выше признаки жизненной формы и данные по онтогенезу (Серебрякова, Богомолова, 1984; Филиппова, 1987). Взвесив все за и против, мы все-таки решились считать подсекцию *Rosulantes* более примитивной (рис. 6).

Необычайно трудно сказать, какая из 2 подсекций секции *Viola* — *Viola* (=*Flagellatae* или *Eflagellatae*) более примитивна. Представители этих подсекций различаются по единственному признаку: наличию или отсутствию столонов. Если рассматривать столоны как новообразование, возникшее у этих облигатно-мирмекохорных видов, при приспособлении к расселению и распространению семян при отсутствии муравьев, то подсекц. *Viola* будет более продвинутой, чем *Eflagellatae*. Если же считать, что столоны возникли из полегающих многолетних боковых ветвей предков фиалок, то подсекц. *Viola* оказывается более примитивной. Будучи не в силах выбрать более предпочтительный вариант из возможных, мы поместили подсекц. *Viola* (со столонами) чуть дальше от центра схемы, оговаривая, однако, при этом, что такое расположение носит функциональный, а не филогенетический характер. Вне зависимости от происхождения виды подсекц. *Viola* лучше приспособлены к меняющимся условиям среды и могут достаточно эффективно распространяться и при отсутствии муравьев.

Уровень эволюционного развития надсекц. *Plagiostigma*, в которую объединены секции *Adnatae*, *Estolonosae* и *Plagiostigma*, несколько выше по сравнению с секциями надсекц. *Viola*. В пользу этого предположения говорят придаточная корневая система, недолгоживущие корневища (возраст эпигеогенных корневищ видов секций *Adnatae* и *Estolonosae* не превышает 2—3 лет, а в ползучих, гипогеогенных

корневищах представителей секц. *Plagiostigma* годичные слои вообще не выражены) и ариллус, обычно присоединяющийся к семени лишь вдоль брюшного шва. Отметим также, что эти 2 группы секций, несомненно, представляют различные линии эволюции, не связанные между собой непосредственным родством. Признаки, позволяющие сделать вывод о более высоком уровне эволюционного развития представителей секций *Adnatae*, *Estolonosae* и *Plagiostigma*, на наш взгляд, не очень существенны. Поэтому на схеме (рис. 6) мы постарались подальше разнести эти группы по окружности таблицы, тогда как разница в удаленности от центра не столь уж значительна.

В строении видов секц. *Adnatae* можно увидеть больше примитивных черт, чем у представителей других секций этой группы. Они встречаются в мезотрофных, евтрофных и обычно ненарушенных лесных местообитаниях и характеризуются неспециализированным диплохорным типом распространения семян.

Некоторые виды секц. *Estolonosae* смогли освоиться в достаточно суровых условиях альпийских лугов. Они весьма устойчивы к массированному антропогенному воздействию и не исчезают даже с олиготрофных и подверженных сильному выпасу склонов. Специализация этой группы пошла в направлении усиления мирмекохорных признаков строения семян, коробочек и плодоножек, а у *V. somchetica* развилась высоко специализированная структура в виде полностью обрастающего семя ариллуса.

Представители секц. *Plagiostigma*, напротив, приобрели соответствующий адаптивный синдром автохорных признаков. Из 3 рассматриваемых эта секция является наиболее продвинутой. Ее виды встречаются в олиготрофных болотистых местообитаниях, в арктических тундрах (вплоть до о-ва Колгуев — северной границы ареала рода на территории Восточной Европы); их успешному расселению способствует эволюционно продвинутая, вегетативно подвижная жизненная форма с нечетко выраженными розетками листьев.

Надсекц. *Dischidium*, к которой относятся секции *Dischidium* и *Chamaemelanium*, — наиболее продвинутая группа подрода *Viola*. Об этом свидетельствуют характерная для них достаточно сложная форма столбика, имеющая, впрочем, много общего со столбиками видов секций *Estolonosae*, *Adnatae* и *Plagiostigma*; ариллус, расположенный лишь на брюшной стороне семени; иногда несколько приподнятые кверху боковые лепестки, увеличивающие степень выраженности зигоморфных признаков цветка; обычно желтая окраска венчика и черешки с одним проводящим пучком, отмеченные у видов секц. *Dischidium* (виды секц. *Chamaemelanium*, не встречающейся на территории нашей флоры, не изучались).

Хотя секции *Dischidium* и *Chamaemelanium* находятся на более высоком уровне эволюционного развития, они довольно близки к секциям *Adnatae*, *Estolonosae* и *Plagiostigma* (рис. 6). Помимо уже отмеченного сходства по форме столбика и характеру присоединения ариллуса, их сближает кратное 6 основное число хромосом ($x = 6$ и $x = 12$ соответственно).

Нам довольно трудно судить, какая из секций (*Dischidium* или *Chamaemelanium*) более примитивна, так как мы не занимались специальными исследованиями видов секц. *Chamaemelanium* и не располагаем детальными данными по анатомии, палиноморфологии и карпологии ее представителей. Однако более сложное строение столбиков видов секц. *Dischidium*, а также то, что у некоторых видов секц. *Chamaemelanium* в отличие от представителей секц. *Dischidium* в окраске венчика имеется довольно быстро выцветающий при хранении гербарного образца синий цвет, на наш взгляд, говорит о более высоком уровне эволюционного развития секц. *Dischidium* (рис. 6).

Однако отметим, что J. Clausen (1927, 1929), высказывавший мнение о филогении рода *Viola* L., главным образом на основе анализа чисел хромосом, придерживался противоположной точки зрения. Этот автор включал секц. *Dischidium* (sub. nom. grex *Biflorae*) в секц. *Chamaemelanium* и считал, что группа *Biflorae* наряду с группой *Rotundifoliae* — наиболее примитивны таксоны секц. *Chamaemelanium*, не положившие начало другим, более высоко организованным группам рода.

Подрод *Melanium* включает в себя 3 секции: *Pseudonovercula*, *Caudicales* и *Melanium*. Каждая из них прошла свой и, несомненно, достаточно длительный этап самостоятельного эволюционного развития.

Секции *Pseudonovercula* и *Caudicales* отличают относительно более примитивные особенности строения. Так, боковые лепестки *V. cornuta* и *V. orthoceras* из олиготипной секц. *Pseudonovercula* направлены не вверх, как в других таксонах подрода *Melanium*, а вниз, как у представителей более примитивного подрода *Viola*. Их прилистники также напоминают прилистники видов подрода *Viola* — они цельные, хотя и глубоко надрезанно-зубчатые, а не раздельные, как у других видов подрода *Melanium*. То же самое можно сказать и об окрашивающих венчик пигментах: и в секц. *Pseudonovercula*, и в подроде *Viola* сине-фиолетовый цвет цветков не сохраняется у высушенных растений в течение длительного времени.

Для видов секц. *Caudicales* характерен более примитивный тип анатомического строения стебля, в котором иногда может быть выражено неодревесневающее кольцо протофлоэмных волокон, расстояние между пучками невелико, межпучковая паренхима никогда не одревесневает, а центральная воздушная полость меньше, чем у представителей других таксонов подрода *Melanium*.

Кроме того, ни среди видов секц. *Pseudonovercula*, ни среди видов *Caudicales* не отмечено однолетних жизненных форм. Последние представлены лишь в гораздо более продвинутой секц. *Melanium*. Наиболее же продвинутой группой подрода *Melanium* и рода *Viola* в целом (из изученных в нашей работе), без сомнения, следует считать подсекц. *Infundibulares* секц. *Melanium*. В нее входят исключительно однолетние, ценофобные виды, имеющие воронкообразный, лишенный отгиба венчик и преимущественно самоопыляющиеся цветки. Пыльцевые зерна представителей *Infundibulares* очень крупные, они крупнее, чем в других группах подрода *Melanium* и, конечно, подрода *Viola*. Процент 5- и 6-бороздно-поровых пыльцевых зерен в составе пыльцы их видов выше, чем в других группах подрода *Melanium*. Все эти признаки не характерны для рода *Viola* L., и, возможно, данная группа в дальнейшем сможет дать веер дивергентного расщепления и обособиться в самостоятельный род. Не исключено, однако, что она представляет собой тупик в эволюции фиалок.

Подсекц. *Melanium* более примитивна, чем подсекц. *Infundibulares* хотя, конечно, и она относится к числу наиболее продвинутых таксонов рода *Viola* L. Для ее представителей характерны многолетняя или 2—3-летняя жизненная форма, перекрестноопыляющиеся и обычно крупные цветки и венчик с плоским отгибом. В составе пыльцы *Melanium* по сравнению с подсекц. *Infundibulares* больше 4-бороздно-поровых пыльцевых зерен и меньше 5- и 6-бороздно-поровых.

На схеме родственных связей таксонов рода *Viola* L. (рис. 6) мы приводим и некоторые таксоны, не встречающиеся на территории нашей флоры и непосредственно не рассматривающиеся в нашей работе. Для того, чтобы определить их положение, мы пытались учитывать максимально возможное число признаков, используя всю информацию, доступную нам по, к сожалению, недостаточно обширной литературе, и, проводя самостоятельное изучение хранящихся в общем секторе Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) гербарных образцов видов, входящих в эти группы. При этом основными, наиболее доступными, значимыми и относительно полно охарактеризованными в литературе были признаки строения столбика и рыльца.

К наиболее примитивным из этих таксонов, несомненно, относятся секции *Rubellium*, *Nosphinium*, *Leptidium* и *Xylinosium*. Высоко специализированны представители секций *Sclerosium* и *Andinum*. Месторасположение указанных секций по окружности диаграммы выбрано в зависимости от соответствия известных нам признаков их строения признакам фиалок нашей флоры. Так, например, в строении столбиков видов секц. *Leptidium* можно увидеть много общего со столбиками представителей секц. *Trigonocarpea*. Поэтому секц. *Leptidium* помещена ближе к центру диаграммы рядом с секц. *Trigonocarpea*. Столбики представителей секций *Rubellium* и *Nosphinium* схожи со столбиками видов секц. *Viola*, из-за чего секции

Rubellium и *Nosphinium* изображены на одном радиусе с секц. *Viola*, но ближе к центру схемы и т. д. Хочется еще раз подчеркнуть здесь, что близость друг к другу таксонов (рис. 6) отнюдь не означает происхождения этих таксонов от каких-то общих предковых форм, а лишь указывает на некоторую степень вероятности этого.

Морфолого-эколого-географическая характеристика вероятных предковых форм и происхождения рода *Viola*

Единственным известным нам литературным источником, содержащим сведения о предположительном месте возникновения сем. *Violaceae*, является работа Melchior (1925a), в которой сделан вывод о том, что центр происхождения семейства находится в тропической Южной Америке. Согласно Melchior (1925b) и W. Becker (1925), фиалковые особенно широко представлены в тропиках Южной Америки, где встречается 11 из 16 принятых Melchior родов семейства, а также 6 из 14 секций рода *Viola*. Поэтому будет логичным предположить, что местом происхождения рода *Viola* L. так же, как и сем. *Violaceae*, является южноамериканский континент.

Для того, чтобы сделать предположения о времени происхождения рода, следует принять во внимание неполноту палеоботанических остатков, удаленность места обнаружения наиболее древних, олигоценовых семян (Западная Сибирь) от предполагаемого центра происхождения рода (Южная Америка). Так как ископаемые семенные флоры Северной и Южной Америки изучены очень слабо и ископаемые остатки представителей рода на этой территории совершенно отсутствуют, можно предположить и более раннее время обособления рода — эоцен или палеоцен (40—60 млн л. н.). Говорить о возможности появления рода *Viola* в конце мелового периода, на наш взгляд, слишком смело (хотя это и не исключено).

Большинство современных родов семейства — это невысокие деревья и кустарники дождевых тропических лесов Старого и Нового Света. Начальные этапы дивергенции рода, по-видимому, были связаны с заселением горных тропических биоценозов. Более суровые условия привели к изменению жизненной формы от древесно-кустарниковой к кустарничковой и полукустарничковой и далее к травянистой. Параллельно этому, а, возможно, с некоторым опережением или отставанием видоизменялись и другие признаки строения обособляющегося рода.

На наш взгляд, гипотетическими анцестральными формами, от которых могли произойти фиалки, были моноподиально нарастающие, ветвящиеся, невысокие кустарники или небольшие деревья с прямостоячими восходящими или имеющими тенденцию к полеганию ветвями. Зигоморфные и исключительно хазмогамные цветки, по-видимому, были собраны в малоцветковые дихазиальные или кистевидные соцветия. Венчик, чашечка и андроцей были пятичленными. Исходно пятичленный гинецей, по-видимому, стал трехчленным на самых ранних этапах эволюции рода. Выраженность зигоморфных признаков строения цветка, возможно, была меньше, чем у современных видов: чашелистики, а также верхние и боковые лепестки могли быть одинаковыми, а шпорцы на нижних тычинках и лепестке — слаборазвитыми. Столбик, по-видимому имел простую, трубчатую форму, широкое отверстие рыльца и сохранялся на коробочке длительное время. Коробочки, вероятно имели продолговато-эллипсоидальную форму, семена распространялись диплохорно.

Благодарности

Автор выражает благодарность И. А. Грудзинской за всестороннюю помощь и поддержку, оказанную при выполнении этой работы.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 98-04-49700).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Г., Александрова О. Г. О сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника, как объекте экспериментальной анатомии. 1. Возникновение, развитие и следование пучков // Журн. Русск. бот. общ-ва. 1928. Т. 13. № 3—4. С. 347—376.

Алешина Л. А. Сем. *Violaceae* Batsch // Пыльца двудольных растений флоры Европейской части СССР // Л. А. Куприянова, Л. А. Алешина. Л., 1978. Т. 2. С. 161—163.

Богомолова Т. В. Сравнительно-морфологический анализ жизненных форм некоторых видов рода *Viola* L. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 16 с.

Величкевич Ф. Ю. Позднеплиоценовая флора Дворца на Днепре. Минск, 1990. 140 с.

Голубев В. Н. О морфогенезе деревянистых растений и путях морфологической эволюции от деревьев к травам // Бюл. МОИП. 1959а. Т. 64. Вып. 5. С. 49—60.

Голубев В. Н. О некоторых особенностях морфогенеза жизненных форм травянистых растений лесолуговой зоны в связи с их эволюцией // Бот. журн. 1959б. Т. 44. № 12. С. 1704—1716.

Голубев В. Н. О месте полукустарников в ряду эволюции жизненных форм от деревьев к травам // Бюл. Глав. бот. сада АН СССР. 1960. Вып. 36. С. 71—77.

Дорофеев П. И. Мэотическая флора из окрестностей Одессы // Тр. Бот. ин-та АН СССР. 1955. Сер. 1. Вып. 11. С. 109—143.

Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре Самарской Луки // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 4. С. 665—667.

Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре нагавских глин на Дону // Докл. АН СССР. 1957а. Т. 117. № 1. С. 124—126.

Дорофеев П. И. Новые данные о плиоценовой флоре Камы // Докл. АН СССР. 1957б. Т. 117. № 3. С. 487—490.

Дорофеев П. И. Новые данные об олигоценовой флоре у д. Реженки в Западной Сибири // Докл. АН СССР. 1958. Т. 123. № 1. С. 171—174.

Дорофеев П. И. Материалы к познанию миоценовой флоры Ростовской области // Проблемы ботаники / В. Н. Сукачев (гл. ред.). М.; Л., 1959. Вып. 4. С. 143—189.

Дорофеев П. И. Об олигоценовой флоре Дунаевского яра на р. Тым в Западной Сибири // Докл. АН СССР. 1960а. Т. 132. № 3. С. 659—661.

Дорофеев П. И. Новые данные о третичных флорах Киреевского яра на р. Оби // Докл. АН СССР. 1960б. Т. 133. № 1. С. 211—213.

Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре Башкирского Предуралья // Вопросы геологии восточной окраины Русской платформы и Южного Урала / Г. В. Вахрушев, В. Л. Яхимович (отв. ред.). Уфа, 1960в. Вып. 5. С. 15—31.

Дорофеев П. И. О плиоценовой флоре Башкирии // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 6. С. 787—801.

Дорофеев П. И. Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области // Матер. по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963а. С. 5—180.

Дорофеев П. И. Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л., 1963б. 346 с.

Дорофеев П. И. Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований // Дис. д-ра биол. наук. Л., 1964. Т. 1. 669 с.; Т. 2. Табл. 1—148.

Дорофеев П. И. Плиоценовая флора Матанова Сада на Дону. М.; Л., 1966. 88 с.

Дорофеев П. И. Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане. Л., 1969. 124 с.

Дорофеев П. И. Третичные флоры Урала. Л., 1970. 67 с.

Дорофеев П. И. Самбугинская флора // Фауна и флора Самбугино (опорный разрез апшерона Башкирии) / Г. И. Горецкий (отв. ред.). М., 1977. С. 35—86.

Дорофеев П. И. Миоценовые флоры Тамбовской области. Л., 1988. 200 с.

Дорофеев П. И., Межвилк А. А. О плиоценовых отложениях и флоре реки Курейки // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 3. С. 449—452.

Дорофеев П. И., Тюлина А. Н. Материалы к ископаемой флоре Мамонтовой горы на Алдане // Проблемы ботаники / Е. М. Лавренко (отв. ред.). М.; Л., 1962. Вып. 6. С. 46—54.

Моносзон М. Х. Морфологическое описание пыльцы главнейших видов дуба, произрастающих на территории СССР. (Для целей пыльцевого анализа) // Тр. Ин-та геогр. 1954. Т. 61. С. 93—118.

Недолужко В. А. Древесные растения: проблема эволюции жизненных форм. Владивосток, 1997. 120 с.

Никитин В. В. Система рода *Viola* (*Violaceae*) флоры Восточной Европы и Кавказа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 3. С. 123—137.

Никитин П. А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.; Л., 1957. 206 с.

Никитин П. А. Аквитанская семенная флора Лагерного Сада (Томск). Томск, 1965. 120 с.
Никитин П. А. Плиоценовая семенная флора у д. Исаковки на Иртыше // Материалы к стратиграфии Западно-Сибирской равнины / М. Г. Горбунов (ред.). Томск, 1978. С. 23—74.
Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.
Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных // Уч. зап. Моск. пед. ин-та. 1954. Т. 37. С. 21—89.
Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. 1955. Т. 60. Вып. 3. С. 71—91.
Серебрякова Т. И., Богомолова Т. В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 729—741.
Тахтаджян А. Л. Принцип коррелятивной реверсии и учение об уродствах у растений // Изв. Арм. фил. АН СССР. 1941. № 2. Вып. 7. С. 57—61.
Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954. 214 с.
Тахтаджян А. Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений // Тр. Ереванск. ун-та. 1943. Т. 22. С. 71—176.
Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948. 301 с.
Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.
Филиппова Л. Н. Биология развития растений рода *Viola* L. при введении их в культуру // Ботанические исследования за полярным кругом / Л. М. Лукьянова (отв. ред.). Л., 1987. С. 23—42.
Яценко-Хмелевский А. А. Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов // Бот. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 365—380.
Arber A. The natural phylosophy of plant form. Cambrige, 1950. 247 p.
Bailey I. W. Reversionary characters of traumatic oak wood // Bot. Gaz. (Chicago). 1910. Vol. 50. N 5. P. 374—380.
Bailey I. W. The relation of the leaf-trace in the formation of compound rays in the lower Dicotyledons // Ann. Bot. (London). 1911. Vol. 25. N 97. P. 225—241.
Bailey I. W. The evolutionary history of the foliar ray in the wood of the Dicotyledons and its phylogenetic significance // Ann. Bot. (London). 1912. Vol. 26. N 103. P. 647—661.
Becker W. *Viola* L. // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 3. / A. Engler, K. Prantl. 1925. Bd 21. S. 363—377.
Bergdolt E. Morphologische und physiologische Unterschungen über *Viola* // Bot. Abhandl. 1932. Hf 20. S. 1—120.
Betts M. W. Notes on the autecology of certain plants of the Peridotitê Belt, Nelson: Part I. Structure of some of the plants // Trans. Proc. N. Z. Inst. 1919. Vol. 51. P. 136—156.
Clausen J. Chromosome number and relationship of species in the genus *Viola* // Ann. Bot. (London). 1927. Vol. 41. N 164. P. 677—714.
Clausen J. Chromosome number and relationship of some North American species of *Viola* // Ann. Bot. (London). 1929. Vol. 43. N 172. P. 741—764.
Eames A. J. On the origin of the broad ray in *Quercus* // Bot. Gaz. (Chicago). 1910. Vol. 49. N 3. P. 161—167.
Eames A. J. On the origin of the herbaceous type in the Angiosperms // Ann. Bot. (London). 1911. Vol. 25. N 97. P. 215—224.
Eames A. J. Morphology of the Angiosperms. New York, 1961. 518 p.
Erben M. Cytotaxonomische Untersuchungen an Südosteuropäischen *Viola*-Arten der Sektion *Melanium* // Mitt. Bot. Staatssamm. München. 1985. Bd 21. Teil 2. S. 339—740.
Gerbault M. E.-L. Une anomalie chez la Violette // Bull. Soc. Bot. Fr. 1922. T. 69. P. 536—539.
Hallier H. Beiträge zur Morphogenie der Sporophylle und des Trophophylls in Beiziehung zur Phylogenie der Kormophyten. Hamburg, 1901. 110 S.
Hallier H. Provisional scheme of the natural (phylogenetic) system of flowering plants // New Phytol. 1905. Vol. 4. N 7. P. 151—162.
Hallier H. L'origine et le systéme phyletique des Angiospermes exposes à l'aide de leur arbre genealogique // Arch. Neerl. (Ser. 3. B. Sci. Nat.). 1912. T. 1. P. 146—234.
Hemenway A. F. Studies on the phloem of the Dicotyledons. II. The evolution of the sieve-tube // Bot. Gaz. (Chicago). 1913. Vol. 55. N 3. P. 236—243.
Jeffrey E. C. The morphology of the central cylinder in the Angiosperms // Trans. Canad. Inst. 1899. Vol. 6. P. 599—636.
Jeffrey E. C. The anatomy of woody plants. Ed. 4. Chicago, 1930. 478 p.
Jeffrey E. C., Torrey R. E. Transitional herbaceous Dicotyledons // Ann. Bot. (London). 1921a. Vol. 35. N 138. P. 227—249.

Jeffrey E. C., Torrey R. E. Physiological and morphological correlation in herbaceous Angiosperms // Bot. Gaz. (Chicago). 1921b. Vol. 71. N 1. P. 1—31.

Melchior H. Die phylogenetische Entwicklung der Violaceen und die natürlichen Verwandschaftsverhältnisse ihrer Gattungen // Feddes Repert. 1925a. Bd 36. S. 83—125.

Melchior H. Violaceae // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Aufl. 2 / A. Engler, K. Prantl. 1925b. S. 329—363.

Reid C., Reid E. M. On the Pre-Glacial flora of Britain // J. Linn. Soc. (London) Bot. 1908. Vol. 38. N 265. P. 206—227.

Reid C., Reid E. M. The Pliocene floras of the Dutch-Prussian border // Meded. Rijksop. Delfstoff. 1915. Pl. I—XX. N 6. P. 1—178.

Rössler W. Inhalt und systematische Bedeutung der Phloroglucingerbstoff rellen in den Laubblättern europäischer *Viola*-Arten // Öesterr. Bot. Zeitschr. 1943. Bd 92. Hf 3. S. 97—123.

Scharfetter R. Biographien von Pflanzensippen. Wien, 1953. 546 p.

Sinnot E. W. Investigations on the phylogeny of Angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of Angiosperms // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1. N 7. P. 303—322.

Sinnot E. W., Bailey I. W. Investigations on the phylogeny of Angiosperms. III. Nodal anatomy and the morphology of stipules // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1. N 9. P. 441—453.

Sinnot E. W., Bailey I. W. Changes in the fruit type coicident with the development of the herbaceous habit // Science. 1915. Vol. 41. P. 179.

Sinnot E. W., Bailey I. W. The significance of the «foliar ray» in the evolution of herbaceous Angiosperms // Ann. Bot. (London). 1922. Vol. 36. P. 523—533.

Skottsberg C. Observations on Hawaiian violets // Acta Horti Gotoburg. 1940. T. 13. P. 451—528.

Szafer W. Pliocenska flora okolic Czrosztyna i jij stosunek do pleistocenu // Prace. Inst. Geol. 1954. T. II. P. 1—240.

Takhtajan A. L. Die Evolution der Angiospermen. + Jena, 1959. 344 p.

Takhtajan A. L. Evolutionary trends in flowering plants. New York, Oxford, 1991. 241 p.

Walker J. W. Evolution of the exine structure in the pollen of primitive Angiosperms // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 8. P. 891—902.

SUMMARY

Literature data within the author's capacity on palaeobotanical remains of violets are examined. Problems of phylogeny, biological evolution and particular trends of morphological evolution in the genus *Viola* are touched. Morphological, ecological and geographical characteristics of probable ancestral forms and comments on origin of violets are given.

УДК 581.524.4 (235.233)

© **В. Б. Куваев,[1] А. Е. Сонникова,[3] Л. Г. Бязров,[2] Е. А. Игнатова[4]**

К ПОЗНАНИЮ ГОЛЬЦОВЫХ ПУСТЫНЬ ЗАПАДНОГО САЯНА

V. B. KUVAEV, A. E. SONNIKOVA, L. G. BIAZROV, E. A. IGNATOVA. ON KNOWLEDGE OF COLD ALPINE DESERTS OF WEST SAYAN

[1,2] Институт проблем экологии и эволюции им. А. М. Северцова РАН
Москва
[3] Саяно-Шушенский биосферный заповедник
Шушенское
[4] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
Поступила 03.02.2000

Представлены результаты первого специального исследования гольцовых пустынь Западного Саяна на территории Саяно-Шушенского заповедника. Охарактеризованы флора (*Lichenes*, *Bryophyta*, *Tracheophyta*) и растительность пояса гольцовых пустынь (гольцовые пустыни, высокогорные тундры, высокогорные пустоши, альпийские луговины). Проведено сравнение с гольцовыми пустынями субарктических гор.
Ключевые слова: гольцовые пустыни, пояс, флора, сообщества.

Холодные пустыни — особый ландшафт, отличающийся от тундрового господством механического выветривания и связанных с ним каменистых субстратов с небольшим участием фрагментарных почв, специфичной флорой, видовой бедностью, крайней разреженностью сосудистых растений, напочвенных мохообразных и лишайников (общее проективное покрытие (ОПП) обычно составляет 1—3 %), отсутствием вертикального расчленения растительного покрова, которое сменяется горизонтальным расчленением господствующих здесь накипных и других эпилитных форм, с ОПП до 90 % и более (Городков, 1947; Александрова, 1957; Короткевич, 1974). Одной из форм ландшафта холодных пустынь являются холодные гольцовые пустыни (Куваев, 1985).

На существование холодных гольцовых пустынь (ХГП) в высокогорьях Западного Саяна впервые было четко указано одним из авторов данной статьи (Куваев, 1985) на основании публикаций И. М. Красноборова (1971), В. М. Ханминчуна (1980), М. Н. Ломоносовой (1977, 1978). Отрывочные данные о ХГП выявлялись В. Б. Куваевым и А. Е. Сонниковой в 1987—1989 гг. при прокладке высотных профилей на территории Саяно-Шушенского заповедника (СШЗ) (Куваев, Сонникова, 1998а, б) (рис. 1). Однако специально этот ландшафт был исследован ими при участии сотрудника СШЗ С. В. Кошелева в 1991 г. (профили 9, 10; рис. 2).

Цель данного сообщения — показать на материалах соответственных данных существование ландшафта гольцовых пустынь в Западном Саяне и дать первичную характеристику их флоры и растительности.

Обследование проводилось на Осевом Саянском хребте в верховьях р. Синей (правый приток р. Голой, левобережье Саянского водохранилища, 52°17′ с. ш., 91°50′ в. д.), 20—23.08.1999. Маршруты совершались от озера с отметкой 1619.3 м. Несмотря на тяжелую обстановку, удалось обследовать высоты по левому и правому берегам р. Синей в интервале 2230—2370 м. Проведено 5 геоботанических описаний (оп.) (оп. 310—312 ВК-АС, 313—314 ВК-СК). Кроме них использованы прежние

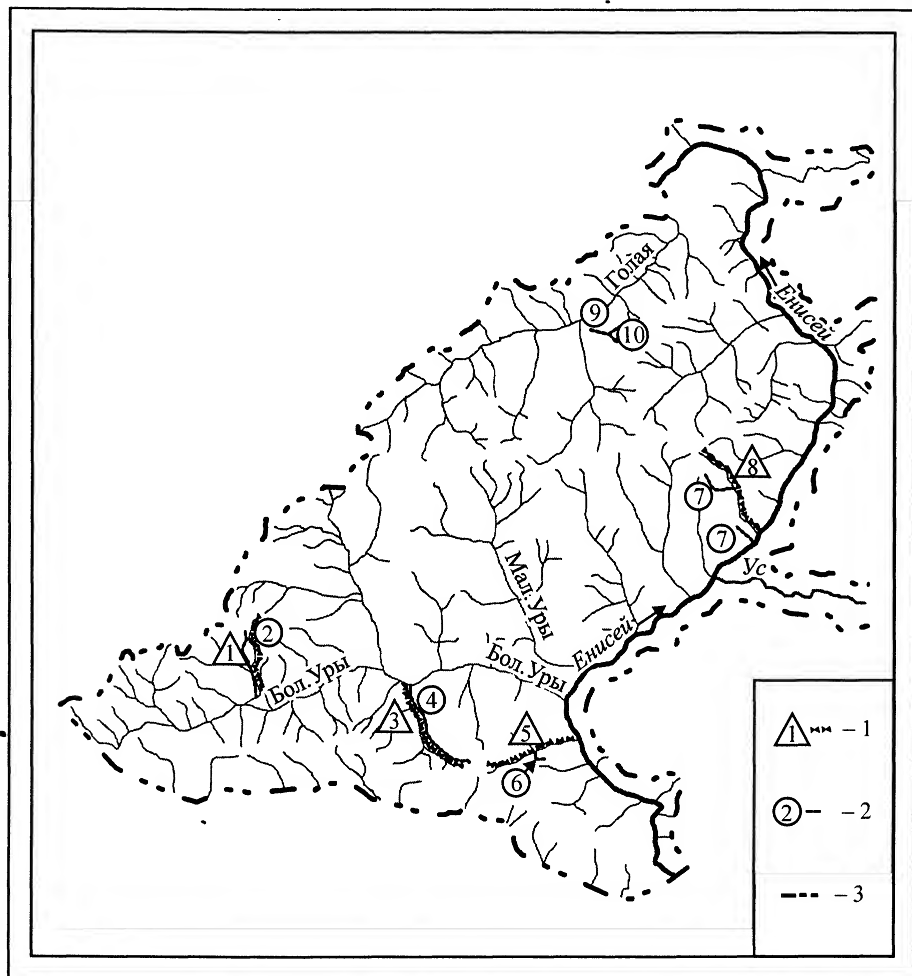


Рис. 1. Размещение высотных профилей (до гольцово-пустынного ландшафта).
Профили: *1* — склонные (1, 4, 6, 7, 9, 10); *2* — долинные (2, 3, 5, 8); *3* — граница Саяно-Шушенского заповедника.

описания в истоках рек Сарлы (оп. 12 ВК, 2240 м, 16 ВК, 2269.8 м), Катаныг (оп. 254 АС, 2440, 55 ВК-АС, 2400 м), Усту-Чода-Суг (оп. 59 АС, 2300 м), Хем-Терек-Тиг (оп. 144 АС, 2200) и Санзу (оп. 103 АС, 2189). Общее число описаний гольцово-пустынного ландшафта — 12. Гербарные сборы 1991 г. по ландшафту ХГП (не считая сборов прежних лет): *Lichenes* — 34 образца (LE), *Bryophyta* — 30 (MW), *Tracheophyta* — 66 (MW); всего 130 образцов.

Обследованные высоты располагаются: пик 2735.4 — на левом берегу р. Синей, пики 2607.1 и 2503.3 и соединяющий их хребет — на правом. Они слагаются хлоритовыми сланцами и гранитоидами (Зятькова, 1977), довольно трудно поддающимися выветриванию, поэтому заселение их растениями очень замедленно (отсюда название главной здешней реки — Голая). Краткая характеристика климата ХГП дана ранее (Куваев, 1985; Куваев, Сонникова, 1998а). Субстрат образуют каменные глыбы, плиты, их обломки, щебень, занимающие 95—100 % поверхности (рис. 3). Помимо физических факторов в их разрушении участвуют здешние растения, особенно лишайники, в том числе эндолитные. Преобладающие почвенные процессы — криотурбация, тиксотропия, подстилко(торфо)накопление, Al-Fe-гумусовое иллюви-

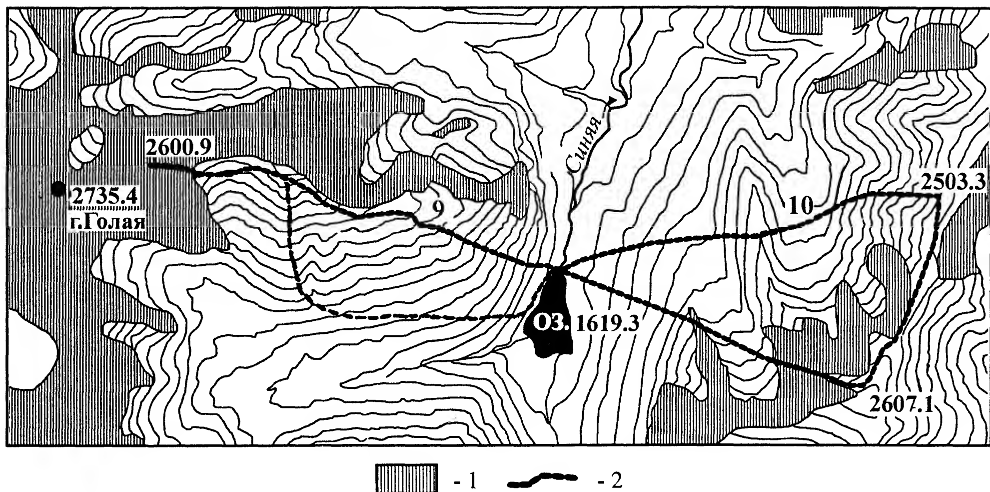


Рис. 2. Схема маршрутов в верховьях р. Синяя (профили 9 и 10).
1 — крутые эрозионные склоны; *2* — линии маршрутов.

ирование (охарактеризованы для высокогорий Кольской Субарктики: Никонов, Переверзев, 1984). Их результат — возникновение грубоскелетных фрагментарных почв (Богатырев, 1959, и др.). В условиях Западного Саяна их развитие приводит к формированию торфянисто-глеевых органогенно-щебнистых и т. п. почв (Ковалев, 1987).

Флора

Во флористических списках за латинским названием таксона приводятся данные о растительных сообществах, в которых этот таксон отмечался (табл. 1). Цифрами обозначены высоты в м над ур. моря, на которых зарегистрирован таксон в поясе гольцовых пустынь.

Lichenes

При обработке сборов использовались «Определитель лишайников СССР» (1971—1978), «Определитель лишайников России» (1996, 1998) и другие руководства. Данные по лишайникам излагаются в соответствии с системой D. L. Hawksworth с соавт. (1995), роды и виды расположены по алфавиту латинских названий. Поскольку номенклатура лишайников в последний период интенсивно пересматривается, их видовые названия приводятся с авторами и в ряде случаев с названиями, перешедшими в синонимы. Все сборы лишайников просмотрены и частично определены М. П. Журбенко (Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова (БИН) РАН).

Chrysothrichaceae. Chrysothrix chlorina (Ach.) Laundon (*Lepraria chlorina* Ach.) АЛ 2440.

Sphaerophoraceae. Sphaerophorus globosus (Huds.) Vain. ХГП 2350; ВГТ 2240, 2269; ВГП 2189.

Alectoriaceae. Alectoria ochroleuca ХГП ~ 2350; ВГТ 2240, 2320; ВГП 2200.

Cladoniaceae. Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et Culb. ХГП 2230—2400; ВГТ 2320—2370; ВГП 2189—2200. *C. mitis* (Sandst.) Hale et Culb. ВГТ 2269; ХГП 2370. *C. rangiferina* (L.) Harm. ХГП ~ 2350; ВГТ 2320; ВГП 2200; АЛ 2300. *C. stellaris* (Opiz) Brodo ХГП ~ 2350. *Cladonia amaurocraea* (Flk.) Schaer. ХГП 2320; ВГТ 2350. *C. coccifera* (L.) Willd. ХГП 2230—2370. *C. cornuta* (L.) Hoffm. ХГП 2230. *C. fimbriata*



Рис. 3. Гольцовая пустыня на подножьи пика 2735.4 (гора Голая).

(L.) Fr. АЛ 2440. *C. furcata* (Huds.) Schrad. ВГТ 2320. *C. gracilis* (L.) Willd. ХГП 2230—2350; ВГТ 2370. *C. phyllophora* Hoffm. (*C. degenerans* (Flk.) Spr.). ВГТ 2370. *C. pyxidata* (L.) Hoffm. ХГП 2230—2370; ВГТ 2370; АЛ 2300—2440. *C. uncialis* (L.) Wigg. ХГП 2230—2400; ВГТ 2269—2370; ВГП 2189—2200.

Haematommataceae. *Haematomma ventosum* (L.) Massal. ХГП ~ 2350; ВГТ 2269.

Hymeneliaceae. *Aspicilia cinerea* (L.) Koerb. ХГП 2320—2350, АЛ 2440.

Lecanoraceae. *Lecanora bicincta* Ram. *L. muralis* Rabenh. ХГП 2230—2370.

Lecideaceae. *Lecidea* sp. ХГП 2370. *L. atrobrunnea* (Ramond ex Lam. et DC.) Schaer. ХГП 2370. *L. lapicida* (Ach.) Ach. ХГП 2370; var. *panterina* Ach. ХГП 2230—2370. *L. plana* (Lahm in Körb.) Nyl. ХГП 2230.

Parmeliaceae. *Brodoa oroarctica* (Krog) Goward (*Parmelia oroarctica* Krog) ХГП 2350. *Bryocaulon divergens* (Ach.) Karnef. ВГТ ~ 2320. *Bryoria nitidula* (Th. Fr.) Brodo et Hawksw. (*Alectoria nitidula* Zahlbr.) ХГП ~ 2350. *Cetraria islandica* (L.) Ach. ХГП 2230—2370; ВГТ 2269—2370; ВГП 2200; АЛ 2440; var. *polaris* Rassad. ВГТ

ТАБЛИЦА 1

Общая численность таксонов лишайников пояса гольцовых пустынь и их распределение по высокогорным сообществам

Семейства	Число					
	родов	видов				
		всего	в сообществах			
			ХПГ	ВГТ	ВГП	АЛ
Chrysothrichaceae	1	1	—	—	—	1
Sphaerophoraceae	1	1	1	1	1	—
Alectoriaceae	1	1	1	1	1	—
Cladoniaceae	2	13	10	9	3	3
Haematommataceae	1	1	1	1	—	—
Hymeneliaceae	1	1	1	—	—	1
Lecanoraceae	1	2	2	—	—	—
Lecideaceae	1	4	4	—	—	—
Parmeliaceae	11	15	11	7	4	2
Psoraceae	1	1	1	—	—	—
Rhizocarpaceae	1	2	2	1	—	1
Stereocaulaceae	1	2	2	2	—	1
Trapeliaceae	1	1	1	—	—	—
Umbilicariaceae	1	2	2	1	—	—
Baeomycetaceae	1	1	1	—	—	—
Pertusariaceae	1	1	—	1	—	—
Thamnolia vermicularis in. s.	1	1	1	1	—	—
Lichenes imperfecti	1	1	1	—	—	—
Итого	29	51	42	25	9	9

Примечание. Здесь и в табл. 2, 3. Сообщества: ХПГ — холодные гольцовые пустыни, ВГТ — высокогорные тундры, ВГП — высокогорные пустоши, АЛ — альпийские луговины.

~ 2320. *C. laevigata* Rassad. ХГП 2350; ВГТ ~ 2320; ВГП 2189—2200. *Cetrariella delisei* (Bory ex Schaer.) Kärnef. et Thell. АЛ 2300—2400. *Flavocetraria cucullata* (L.) ХГП ~ 2350; ВГТ 2240—2320; ВГП 2200. *F. nivalis* (L.) Kärnef. et Thell. ХГП ~ 2350; ВГТ 2240—2320; ВГП 2189. *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. ХГП ~ 2350. *Melanelia commixta* (Nyl.) Thell. (*Cetraria commixta* (Nyl.) Th. Fr.) ХГП ~ 2350—2370. *M. hepatizon* (Ach.) Thell. (*C. hepatizon* (Ach.) Vain.) ХГП ~ 2350—2370. *Neofuscelia pulla* (Ach.) Essl. (*Parmelia pulla* Ach.) ХГП 2370—2400. *Parmelia omphalodes* (L.) Ach. ХГП ~ 2350. *P. saxatilis* (L.) Ach. ВГТ 2269. *Vulpicida tilesii* (Ach.) J.-E. Mattson et Lai (*Cetraria tilesii* (Ach.)) ВГТ 2240.

Psoraceae. 1(40) *Lecidoma demissum* (Rutstr.) G. Schneid. et Hertel (*Lecidea demissa* (Rutstr.) Ach.) ХГП 2370.

Rhizocarpaceae. Rhizocarpon geographicum (L.) DC. ХГП 2230—2370; ВГТ 2269; АЛ 2440. *Rh. riparium* Ras. ХГП 2350—2370.

Stereocaulaceae. Stereocaulon alpinum Laur. ХГП 2230; ВГТ 2370. *S. saxatile* H. Magn. ХГП 2330—2370; ВГТ 2370; АЛ 2440.

Trapeliaceae. Trapeliopsis sp. ХГП > 2000—2230.

Umbilicariaceae. Umbilicaria cylindrica (L.) Del. ХГП 2370; ВГТ 2269. *U. deusta* (L.) Baumg. ХГП 2370.

Baeomycetaceae. Baeomyces rufus (Huds.) Rabenh. ХГП 2370.

Pertusariaceae. Pertusaria geminipara (Th. Fr.) C. Knight ex Brodo (*Ochrolechia geminipara* (Th. Fr) Vain.) ВГТ 2370.

Inserta sedis (in *Lecanorales*) *Thamnolia vermicularis* (Sw.) Ach. ex Schaer. ХГП ~ 2350; ВГТ 2240—~ 2320.

Lichenes imperfecti: (51) *Lepraria incana* (L.) Ach. cfr. ХГП 2370; АЛ 2440.

Обобщенные данные представлены в табл. 1.

Всего в поясе ХГП отмечено 16 семейств лишайниковых (не считая 2 видов inserta sedis). В том числе в формации собственно гольцовых пустынь 42 вида из 24 родов 16 семейств; не обнаружены виды родов *Bryocaulon*, *Cetrariella*, *Vulpicida*, *Pertusaria*. Из общего числа (51 вид) представлены в собственно гольцовых пустынях 42 (~ 83 %), в высокогорных тундрах — 25 (49 %), в высокогорных пустошах и альпийских луговинах по 9 (по ~ 18 %). Лицо лихенофлоры данного пояса определяется прежде всего видами, распространенными в гольцовых пустынях.

Bryophyta

Расположение таксонов и латинские названия печеночников *Hepaticae* приняты по: Н. А. Константиновой и др. (1992), листостебельных мхов по: М. С. Игнатову, О. М. Афониной (1992).

Hepaticae

Jungermanniaceae. Tetralophozia setiformis (*Chandonanthus setiformis*) ХГП ~ 2350. *Barbilophozia barbata* (*Lophozia barbata*) ХГП ~ 2350. *B. lycopodioides* (*L. lycopodioides*) ХГП 2370. *Tritomaria quinquedentata* (*L. quinquedentata*) ВГТ 2370.

Musci

Andreaeaceae. Andreaea rupestris ВГТ 2370.

Polytrichaceae. Pogonatum dentatum АЛ 2300—2400. *Polytrichum commune* ВГТ 2320; АЛ 2300. *P. juniperinum* ХГП 2230; ВГТ 2240; ВГП 2189—2200. *P. piliferum* ХГП 2230—2400; ВГТ 2230—2400; ВГП 2189; АЛ 2440.

Grimmiaceae. Grimmia incurva ХГП 2370. *G. sessitana* ХГП 2230—2370; *Racomitrium heterostichum* ХГП 2100; АЛ 2440. *R. lanuginosum* ХГП 2230; ВГТ 2370. *R. microcarpon* ХГП 2370; ВГТ 2370.

Ditrichaceae. Ditrichum flexicaule ВГТ 2269; ВГП 2200.

Dicranaceae. Paraleucobryum enerve ХГП 2370; ВГТ 2269. *Campylopus fragilis* ВГТ 2269. *Dicranoweisia crispula* ХГП 2370. *Dicranum elongatum* ВГТ 2240; АЛ 2300—2440. *D. spadiceum* ХГП 2230—2400; ВГТ 2370.

Bryaceae. Bryum argenteum ВГТ 2269.

Aulacomniaceae. Aulacomnium turgidum ВГТ. 2440—~ 2350.

Amblystegiaceae. Sanionia uncinata (*Drepanocladus uncinatus*) ВГТ ~ 2350. *Campylium stellatum* cfr. ВГТ 2370.

Plagiotheciaceae. Plagiothecium cavifolium ВГТ, ~ 2350.

Hypnaceae. Hypnum cupressiforme ВГТ 2269; ВГП 2189.

Hylocomiaceae. Hylocomium splendens var. *obtusifolium* ВГТ ~ 2350; ВГП 2200.

Rhytidiaceae. Rhytidium rugosum ВГТ 2240—2350; ВГП 2189—2200.

Распределение мохообразных по сообществам существенно отличается от таковых для лишайников (табл. 2). Большинство их семейств сосредоточено не в гольцовых пустынях (здесь их 4), а в высокогорных тундрах, где представлены все 13 семейств. По количеству видов мохообразных высокогорные тундры также на первом месте — их здесь 20 (из общего числа 28) против 13 в гольцовых пустынях, 6 в альпийских луговинах и 5 в высокогорных пустошах. В общем мохообразные «не вписываются» столь полно в условия гольцовых пустынь как лишайники.

Tracheophyta

Расположение сосудистых растений принято по: Dalla Torre, H. Harms (1900—1907); номенклатура и латинские названия приняты в основном по: С. К. Черепанову (1995). Обозначения после названий видов в основном те же, что для лишайников и мохообразных. Однако для сосудистых растений территории СШЗ мы располагаем данными об их распределении по высотному профилю в целом (Куваев, Сонникова, 1998а, б). Виды сосудистых делятся на 12 высотно-ценотических групп (ВЦГ); I—VI — виды степного и лесного поясов; VII — высотные убиквисты; VIII — виды подгольцово-субальпийского пояса; IX — виды высокогорий, заходящие в леса; X — виды альпийско-тундрового пояса; XI — виды пояса ХГП, заходящие в леса; XII — виды пояса ХГП. Особо интересны для нас последние 2 группы, связанные с поясом ХГП. Все виды пояса ХГП можно поделить на 3 категории: А — встреченные только в поясе ХГП (XII ВЦГ); Б — заходящие в нижележащие пояса, но с максимумом высотной приуроченности в поясе ХГП (XI ВЦГ); В — все остальные, заходящие в ХГП из нижележащих поясов, где находится их максимум. Виды категории А также неоднородны соответственно ценотической неоднородности пояса ХГП; различимы: а) виды, связанные именно с формацией ХГП (обычно встречаются и в ВГТ); б) связанные исключительно или преимущественно с ВГТ; в) преимущественно высокогорных пустошей (ВГП); г) связанные с альпийскими лужайками. Эти последние мало специфичны, почти все они заходят в пояс ХГП из нижних поясов. В списке виды, специфичные для пояса ХГП или имеющие в нем максимум высотной приуроченности (хотя и заходящие в нижележащие пояса), выделяются полужирным курсивом; остальные виды, заходящие в пояс ХГП из нижележащих поясов, — светлым курсивом. В скобках после номера ВЦГ (I—XII) даны высоты нижней границы, максимума высотной приуроченности и верхней границы в м над ур. м.

Lycopodiaceae s.l. *Huperzia selago* var. *appressa* ХГП 2100 (X: 1800—2300).

ТАБЛИЦА 2

Общая численность таксонов мохообразного пояса гольцовых пустынь и их распределение по высокогорным формациям

Семейства	Число					
	родов	видов				
		всего	в сообществах			
			ХПГ	ВГТ	ВГП	АЛ
Ingermanniaceae	3	4	3	1	—	—
Andreaeaceae	1	1	—	1	—	—
Polytrichaceae	2	4	2	3	2	3
Grimmiaceae	2	5	5	2	—	1
Ditrichaceae	1	1	—	1	1	—
Dicranaceae	4	5	3	4	—	1
Bryaceae	1	1	—	1	—	—
Aulacomniaceae	1	1	—	1	—	—
Amblystegiaceae	2	2	—	2	—	—
Plagiotheciaceae	1	1	—	1	—	—
Hypnaceae	1	1	—	1	—	1
Hylocomiaceae	1	1	—	1	1	—
Rhytidiaceae	1	1	—	1	1	—
Всего	21	28	13	20	5	6

Poaceae. *Anthoxanthum alpinum* ХГП 2400; АЛ 2300 (IX: 1200, 2300, 2400); ***Hierochloë alpina*** ВГТ 2269; ВГП 2189 (IX: 1700; 2100—2200; 2300); *Calamagrostis lapponica* ХГП 2400; ВГТ 2320—2370; ВГП 2189 (IX: 1300, 2000, 2400); *C. macilenta* ВГТ 2370 (VI: 1300—2400); *C. purpurea* var. *gracilis* ХГП 2100; АЛ 2300 (VII: 700; 1400, 2300); *Deschampsia altaica* ХГП 2400; АЛ 2300 (IX: 900, 2300, 2400); *Koeleria atroviolacea* ХГП 2100; ВГТ 2370 (X: 1900—2400); *Festuca auriculata* АЛ 2440 (XII: 2100—2440). *F. kryloviana* ВГТ ~ 2320; АЛ 2440 (X: 1500, 2300, 2400); *F. ovina* subsp. *sphagnicola* ХГП 2370; ВГТ 2240—2370; ВГП 2189—2200; АЛ 2300—2440 (XI: 1600, 2300, > 2400); *Trisetum altaicum* ВГП 2189 (IX: 1800, 2100, 2300).

Cyperaceae. *Eriophorum polystachyon* АЛ 2300 (X: 1800—2300); *E. scheuchzeri* ХГП 2400 (XII: 2300—2400); *E. vaginatum* ХГП 2400; АЛ 2400 (VI: 1400—2200); *Kobresia myosuroides* ВГП 2200 (X: 2000, 2200, 2200); *Carex altaica* АЛ 2400 (IX: 600, 1900, > 2400); *C. aterrima* ХГП 2230; ВГТ 2320—2370; АЛ 2440 (XI: 1500, 2000, > 2400); *C. bigelowii* subsp. *ensifolia* АЛ 2300—2440 (X: 1800, 2400, > 2440); *C. iljinii* АЛ 2300 (VII: 540, 1600, 2300); *C. lachenalii* АЛ 2300 (IX: 1600, 2300, 2300); *C. ledebouriana* ВГТ 2269; ВГП 2189 (IX: 1700, 2200, > 2400); *C. macrogyna* (*C. petricosa*) АЛ 2440 (XII: > 2400); *C. media* ВГТ 2370 (XI: 600—1700); *C. orbicularis* АЛ 2440 (XII: > 2400); *C. paupercula* (*C. magellanica*) АЛ 2300 (VI: 1300—2300); *C. sajanensis* АЛ 2300 (11б: 540—1400, 2000); *C. stenocarpa* (*C. sempervirens* p.p.) ХГП 2370; ВГТ 2240—2370 (XI: 1800, 2300—2400, > 2400).

Juncaceae. *Juncus triglumis* АЛ 2440 (IX: 1600—> 2400); *Luzula confusa* ХГП ~ 2350—2370; ВГТ 2370; АЛ 2300—2440 (XI: 1700, 2400, > 2400); *L. multiflora* subsp. *frigida* ХГП 2189 (XII: 2200).

Liliaceae. *Veratrum album* s.l. АЛ 2300 (VIII: 1300, 1800, 2300); *Allium schoenoprasum* АЛ 2440 (VIII: 700, 1700, > 2400); *A. tuvinicum* ВГТ 2269 (X: 1800, 2300, 2300); *Lloydia serotina* ВГТ 2269 (X: 1800, 2300, > 2400).

Salicaceae. *Salix berberifolia* ХГП 2370 (XII: 2000, 2400, > 2400); *S. glauca* АЛ 2300 (IX: 1500, 2300, 2400); *S. nasarovii* ХГП 2400 (XII: 2400); *S. turczaninovii* ХГП (X: 1500, 2100, 2300); *S. vestita* ВГП 2200 (IX: 1800—2400).

Betulaceae. *Betula nana* subsp. *exilis* ВГП 2200; АЛ 2300 (IX: 1100, 2100, 2300).

Polygonaceae. *Polygonum ellipticum* ХГП 2230—2400; ВГП 2200 (XI: 1900, 2200—2400, > 2400); *P. bistorta* subsp. *nitens* ВГТ 2370; ВГП 2189 (VIII: 1400, 2100, > 2400); *P. viviparum* ВГТ 2240—2269; ВГП 2189—2200; АЛ 2300 (IX: 800, 2200—2300; 2300).

Portulacaceae. *Claytonia joanneana* ХГП ~ 2350—2400; ВГТ 2240; ВГП 2200; АЛ 2440 (XI: 1800, 2400, > 2400).

Caryophyllaceae. *Dichodon cerastoides* АЛ 2300 (IX: 700, 2300, 2300); *Minuartia arctica* ХГП ~ 2350; ВГП 2189—2200 (IX: 1900, 2200, 2400); *M. biflora* ВГТ 2370 (XII: 2000, 2400, 2400); *Silene paucifolia* ХГП 2370; ВГП 2189 (X: 1700, 2200, 2200); *Dianthus superbus* ВГП 2189; АЛ 2440 (VIII: 900, 2100, > 2400).

Ranunculaceae. *Trollius asiaticus* ВГТ 2269; АЛ 2440 (VIII: 600, 2300, 2440); *Callianthemum angustifolium* s.l. ВГТ 2240—2370; ВГП 2189—2200; АЛ 2440 (IX: 1700, 2200, > 2400); *Aquilegia glandulosa* АЛ 2440 (VIII: 800, 2000, > 2400); *Aconitum septentrionale* АЛ 2440 (Va: 540, 600, > 2400); *Anemone narcissiflora* subsp. *sibirica* ХГП 2350; ВГТ 2240 (X: 1900, 2300, 2300); *Pulsatilla flavescens* ВГП 2200 (VII: 1100—2200); *Oxygraphis glacialis* ХГП 2350; ВГТ 2240 (XII: 2000, 2400, > 2400); *Ranunculus lasiocarpus* ВГТ 2240 (X: 2200—2300).

Fumariaceae. *Corydalis pauciflora* ВГП 2200 (IX: 1500, 2200, 2200).

Brassicaceae. *Cardamine bellidifolia* ХГП 2200; ВГТ 2320 (XII: 2000, 2400, > 2400); *Draba fladnizensis* ВГТ 2240 (X: 1900, 2300, 2300); *D. subfladnizensis* ВГТ 2269 (XII: 2300); *Smelowskia bifurcata* ХГП ~ 2350; ВГТ 2240 (XII: 2100, 2400, 2400).

Crassulaceae. *Rhodiola algida* АЛ 2300 (X: 1800—2200); *R. quadrifida* ХГП 2100 (XII: 2100, 2400, 2400); *R. rosea* ВГТ 2370; АЛ 2300 (XII: 2100, 2400, 2400).

Saxifragaceae. Bergenia crassifolia ХГП ~ 2350; ВГТ 2269—2370; ВГП 2189; АЛ 2440 (VII: 540, 2400, > 2440); *Saxifraga aestivalis* ad *S. nelsoniana* ХГП 2230; ВГТ 2320—2370 (IX: 1200, 2100—2200; 2400); *S. cespitosa* ХГП ~ 2350; ВГТ ~ 2320—2370 (XII: 2300—2400); *S. hirculus* ХГП ~ 2350 (ХГП: 2200, 2400, 2400); *S. melaleuca* ХГП 2370; ВГТ 2320—2370; АЛ 2300—2400 (XII: 1900, 2400, > 2400); *S. oppositifolia* s.l. ХГП 2370 (XII: 2000, 2400, 2400); *S. bronchialis* subsp. *spinulosa* ВГТ 2269 (IX: 1800, 2300, 2400).

Rosaceae. Sibbaldia procumbens ХГП 2230; ВГТ 2370 (X: 1500, 2100, > 2400); *Potentilla biflora* ХГП 2370; ВГТ 2240—2269 (XII: 2000, 2400, 2400); *P. gelida* ВГТ 2269—2370; ВГП 2189—2200 (IX: 700, 1800, 2400); *Dryas oxyodonta* ХГП 2370; ВГТ 2240—2269; ВГП 2189—2200 (X: 1900, 2200, 2400).

Fabaceae. Oxytropis kusnetzovii ВГТ 2240 (XII: 1900, 2200, 2400).

Geraniaceae. Geranium albiflorum ВГТ 2370 (VII: 600, 1800, 2400).

Violaceae. Viola altaica ХГП 2400; АЛ 2300—2440 (IX: 1700, 2100, > 2400).

Apiaceae. Sajania monstrosa ХГП 2400; АЛ 2300 (IX: 1400, 2100, 2400); *Schulzia crinita* ВГТ 2269—2370; ВГП 2189—2200; АЛ 2300 (IX: 1800, 2200, 2400); *Phlojodicarpus villosus* ХГП 2400 (X: 1800, 2400, 2400).

Ericaceae. Rhododendron adamsii ХГП 2100; ВГП 2269 (IX: 1700, 2200, 2300); *R. aureum* ВГТ 2269 (VIII: 1400, 2100, 2300); *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus* ВГТ 2269 (X: 2000, 2100, 2300).

Empetraceae. Empetrum nigrum subsp. *nigrum* ХГП 2400; ВГТ 2269 (X: 1800, 2200, 2400).

Primulaceae. Primula farinosa АЛ 2300 (VI: 1200, 2100, 2300); *P. nivalis* ВГТ ~ 2320 (IX: 1200—2400).

Gentianaceae. Gentiana algida ХГП ~ 2350—2400; ВГТ 2240—2370; АЛ 2300 (X: 1700, 2100, 2400); *G. grandiflora* ВГТ 2240—2269; ВГП 2189—2200 (IX: 1400, 2200, 2300); *Swertia obtusa* АЛ 2300 (IX: 1000, 2300, 2300).

Boraginaceae. Eritrichium tuvinense ВГТ 2269 (IIIб: 700—1200, 2300); *E. villosum* ВГТ 2440 (XII: 2000, 2300, > 2400).

Lamiaceae. Dracocephalum grandiflorum ХГП 2400; ВГТ 2370 (IX: 1600, 2400, 2400).

Scrophulariaceae. Lagotis integrifolia ХГП 2400; ВГТ 2240—2370; АЛ 2300—2440 (XI: 1700, > 2400, > 2400); *Pedicularis oederi* ХГП 2400; ВГТ 2269; ВГП 2189; АЛ 2440 (X: 1800, 2300, > 2400); *P. verticillata* ВГП 2189—2200 (IX: 1300, 2200, 2200).

Valerianaceae. Valeriana capitata ХГП ~ 2350—2400; ВГТ ~ 2320—2400; АЛ 2440 (IX: 1500, 2400, > 2400); *Patrinia sibirica* ВГП 2189—2200 (X: 2000, 2200, 2200).

Campanulaceae. Campanula dasyantha ВГТ 2370 (X: 1700, 2100, 2400).

Asteraceae. Solidago gebleri ХГП 2230 (IX: 1500, 2200, 2200); *Aster alpinus* var. *fallax* ВГТ 2269 (X: 1800, 2200, 2300); *Pyrethrum pulchellum* ХГП 2400 (X: 1700, 2400, 2400); *P. pulchrum* ХГП 2230; ВГТ 2370 (XII: 1900, 2200, 2400); *Doronicum altaicum* ХГП 2400; АЛ 2300—2440 (VII: 540, 2400, 2400); *Senecio turczaninovii* ХГП 2350—2400; ВГТ 2269—2370 (IX: 1900, 2400, 2400); *Saussurea alpina* ВГТ 2269 (VI: 900, 2300, 2300); *S. controversa* ВГП 2189 (VI: 800, 1300, 2200); *Scorzonera austriaca* ВГП 2200 (IIIа: 540, 700, 2200); *Crepis chrysantha* ХГП 2400; ВГП 2189 (XII: 1900, 2400, 2400).

Обобщенные данные по сосудистым растениям представлены в табл. 3.

На 1-м месте по представленности семейств сосудистых растений формация высокогорных тундр — 25 из общего числа 30 семейств. В гольцовых пустынях отмечено 24 семейства, альпийских луговинах — 19, высокогорных пустошах — 14. Однако по количеству видов ХГП находятся на 1-м месте (65 из 111 видов, или 54 %); в ВГТ — 57 видов, в АЛ — 47, ВГП — 24. Видами, отмеченными только в поясе ХГП, являются *Festuca auriculata* (АЛ), *Eriophorum scheuchzeri* (ХГП, АЛ), *Carex macrogyna* (АЛ), *C. orbicularis* (АЛ), *Luzula multiflora* subsp. *frigida* (ХГП), *Salix berberifolia* (ХГП), *S. nasarovii* (ХГП), *Minuartia biflora* (ВГТ), *Oxygraphis glacialis*

ТАБЛИЦА 3

Общая численность таксонов сосудистых растений пояса гольцовых пустынь и их распределение по высокогорным формациям

Семейства	Число					
	родов	видов				
		всего	в сообществах			
			ХПГ	ВГТ	ВГП	АЛ
Lycopodiaceae	1	1	1	—	—	—
Poaceae	7	11	7	6	4	6
Cyperaceae	3	16	4	4	2	12
Juncaceae	2	3	2	1	1	2
Liliaceae	3	4	—	2	—	2
Salicaceae	1	5	4	—	1	1
Betulaceae	1	1	—	—	1	1
Polygonaceae	1	3	1	2	3	1
Portulaceae	1	1	1	1	1	1
Caryophyllaceae	4	5	2	1	3	2
Ranunculaceae	8	8	2	5	2	4
Fumariaceae	1	1	—	—	1	—
Brassicaceae	3	4	2	4	—	—
Crassulaceae	1	3	1	1	—	2
Saxifragaceae	2	7	6	5	1	2
Rosaceae	3	4	3	4	2	—
Fabaceae	1	1	—	1	—	—
Geraniaceae	1	1	—	1	—	—
Violaceae	1	1	1	—	—	1
Apiaceae	3	3	3	1	—	3
Ericaceae	2	3	1	3	—	—
Empetraceae	1	1	1	1	—	—
Primulaceae	1	2	—	1	—	1
Gentianaceae	2	3	2	2	—	2
Boraginaceae	1	2	—	2	—	—
Lamiaceae	1	1	1	1	—	—
Scrophulariaceae	2	3	3	2	1	2
Valerianaceae	2	2	2	1	—	1
Campanulaceae	1	1	—	1	—	—
Asteraceae	8	10	8	4	1	1
Всего	69	111	58	57	24	47

(ХГП, ВГТ), *Cardamine bellidifolia* (ХГП, ВГТ), *Smelowskia bifurcata* (ХГП, ВГТ), *Rhodiola quadrifida* (ХГП), *Saxifraga cespitosa* (ХГП, ВГТ), *S. hirculus* (ХГП), *S. melaleuca* (ХГП, ВГТ, АЛ), *S. oppositifolia* (ХГП), *Potentilla biflora* (ХГП, ВГТ), *Oxytropis kusnetzovii* (ВГТ), *Eritrichium villosum* (ВГП), *Pyrethrum pulchrum* (ХГП, ВГТ), *Crepis chrysantha* (ХГП, ВГТ). В поясе ХГП (III) встречается 21 вид (18.9 % от общего числа видов). Если к ним присоединить 8 видов, имеющих максимум высотной приуроченности в гольцово-пустынном поясе, но заходящих в нижележащие пояса, то общее число их достигает 29 (~ 26 % от суммарного числа). При этом только в собственно гольцовых пустынях отмечено 6 видов. Только в высокогорных тундрах отмечены *Oxytropis kusnetzovii* и *Eritrichium villosum*, только на альпийских луговинах *Festuca auriculata*, *Carex macrogyna*, *C. orbicularis*, в высокогорных пустошах *Luzula multiflora* subsp. *frigida*.

В общем формации гольцовых пустынь свойственно 99 из 190 видов всех групп растений, отмеченных в поясе гольцовых пустынь. По значению в определении «флористического облика» ландшафта на 1-м месте находятся лишайники, на 2-м — сосудистые растения, на последнем месте — мохообразные.

Растительность

Дополнительно к 12 геоботаническим описаниям использованы записи из полевых дневников, маршрутные наблюдения и другие материалы. В соответствии с предложенной ранее классификацией (Куваев, 1961, 1985) в поясе ХГП выделены 4 упоминавшиеся выше категории сообществ: 1) гольцовые пустыни (Frigorideserta alpina); 2) высокогорные тундры (Tundra supraalpina); 3) высокогорные пустоши (Loca supraalpina psychrophytica); 4) альпийские луговины (Pratula alpina) (о связи их с рельефом см.: Куваев, 1985).

Не имея возможности дать сводные таблицы для каждой формации по условиям журнальной статьи, мы вынуждены ограничиться одним наиболее типичным описанием для каждой из них.

I. Накипно-лишайниковая холодная гольцовая пустыня

21 VIII 1991. Описание 310 ВК-АС. Западный Саян. Водораздел Осевого Саянского хребта, Подножие пика 2735.4 над озером с отметкой 1619.3 в верховьях р. Синей (правый приток р. Голой). 2370 м. Эксп. СВ. (аз. 56), < 3. Обнаженный субстрат до 100 % (не считая эпилитных форм) слагается плитчатыми отдельностями сланцевидных пород (рис. 3).

I. Кустарничково-травяной покров крайне разрежен, не образует сомкнутого яруса: ОПП — 1 %, 11 видов. Sol: *Festuca ovina* subsp. *sphagnicola*, *Luzula confusa*, *Carex stenocarpa*, *Salix berberifolia*, *Dryas oxyodonta*, *Potentilla biflora*. Sol-un: *Polygonum ellipticum*.

II. Напочвенный покров: ОПП ~ 7 %.

1. Мохообразные: ОПП 5 %, 9 видов.

Sp. *Dicranum spadiceum*, *Racomitrium microcarpon*, *Grimmia incurva*. Sol: *G. sessitana*, *Barbilophozia barbata*, *B. lycopodioides*, *Dicranoweisia crispula*, *Paraleucobryum enerve*, *Polytrichum piliferum*.

2. Лишайники: ОПП ~ 1 %, 5 видов.

Sol: *Stereocaulon saxatile*, *Cladonia coccifera*, *C. pyxidata*, *Cladina mitis*, *Cetraria islandica*.

III. Накипные и другие эпилитные формы: ОПП 70 %, 16 видов. Cop_2: *Rhizocarpon riparium*, 40 %. Sp: *Aspicila cinerea*, *Lecidea lapicida*, *L. lapicida* var. *panterina*, *Lecanora muralis*. Sol: *Lecanora bicincta*, *Umbilicaria cylindrica*, *U. deusta*, *Baeomyces rufus*, *Melanelia commixta*, *M. hepatizon*, *Lecidea atrobrunnea*, *Lecidea* sp., *Lecidoma demissum*, *Lepraria incana* cfr., *Neofuscelia pulla*.

II. (Лишайниково)разнотравно-овсяницевая высокогорная тундра

21 VIII 1991. Описание 311 ВК-АС. Западный Саян. Водораздел Осевого Саянского хребта. Подножие пика 2735.4 над озером с отметкой 1619.3 в верховьях р. Синей (пр. приток р. Голой). 2370 м. Эксп. СВ, < 2. Обнаженный субстрат 25 % (не считая эпилитных форм), из сланцевых пород.

I. Кустарничково-травяной покров со слабо намеченным расчленением на 2 яруса: ОПП 75 %, 28 видов.

I ярус 20—40 (45) см. Cop_2: *Festuca ovina* subsp. *sphagnicola*, 40 %. Sp: *Carex aterrima*, *Polygonum bistorta* subsp. *nitens*. Sol.: *Koeleria atroviolacea*, *Calamagrostis macilenta*, *Luzula confusa*, *Rhodiola rosea*, *Geranium albiflorum*, *Valeriana capitata*.

II ярус до 15 (20) см. Cop_1: *Bergenia crassifolia* 20 %, *Dryas oxyodonta* 3 %. Sp: *Gentiana algida*, *Lagotis integrifolia*, *Pyrethrum pulchrum*. Sol: *Carex media*, *C. steno-*

carpa, *Minuartia biflora*, *Callianthemum angustifolium* s.l., *Saxifraga melaleuca*, *S. nelsoniana-aestivalis*, *Potentilla gelida*, *Sibbaldia procumbens*, *Phlojodicarpus villosus*, *Schulzia crinita*, *Dracocephalum grandiflorum*, *Pedicularis oederi*, *Campanula dasyantha*, *Senecio turczaninovii*.

II. Напочвенный покров: ОПП ~ 12 %, 19 видов.

1. Мохообразные: ОПП 2 %, 10 видов, Sp.: *Polytrichum piliferum* 1 %, *Dicranum elongatum*, *D. spadiceum* < 1 %, *Racomitrium microcarpon*, *Campylium stellatum* cfr. Sol: *Tritomaria quinquedentata*, *Andreaea rupestris*, *Paraleucobryum enerve*, *Racomitrium lanuginosum*.

2. Лишайники: ОПП ~ 10 %, 9 видов. Cop_1: *Cladina mitis* 5 %. Sp: *C. arbuscula*, *Cladonia uncialis*, *Cetraria islandica*. Sol: *Stereocaulon saxatile*, *Cladonia coccifera*, *C. gracilis*, *C. phyllophora*, *C. pyxidata*.

III. Накипные и другие эпилитные формы < 10 %, 2 вида. Sp: *Lecidea lapicida*. Sol: *Pertusaria geminipara*.

III. Дриадо-разнотравно-овсяницевая высокогорная пустошь с лишайниками

18 VIII 1988. Описание 103 АС. Западный Саян. Хемчикский хребет. Истоки р. Санзу (правый приток р. Большой Уры), правый борт. У тригопункта 2189 м. Задернение до 100 % (обнаженных камней очень мало).

I. Кустарничково-травяной покров 2-ярусный: ОПП 40 %, 23 вида.

I ярус — 15—35 см. Cop_2: *Festuca ovina* subsp. *sphagnicola* 20 %. Cop_1: *Calamagrostis lapponica* 5 %, *Carex ledebouriana* 10 %, *Luzula multiflora* subsp. *frigida* 4 %. Sp: *Hierochloë alpina* 1 %, *Lloydia serotina* ad 2 %, *Polygonum bistorta* subsp. *nitens* ~ 2 %, *Schulzia crinita* ~ 2 %. Sol: *Trisetum altaicum*, *Potentilla gelida*, *Saussurea controversa*.

II ярус — до 10 (15) см. Cop_{1-2}: *Dryas oxyodonta* 20 %. Sp: *Minuartia arctica*. Sol: *Polygonum viviparum*, *Silene chamarensis* subsp. *paucifolia*, *Dianthus superbus*, *Callianthemum angustifolium* s.l., *Bergenia crassifolia*, *Gentiana grandiflora*, *Pedicularis oederi*, *P. verticillata*, *Patrinia sibirica*, *Crepis chrysantha*.

II. Напочвенный покров: ОПП 50 %.

1. Мохообразные: ОПП 5 %, 4 вида. Sp: *Rhytidium rugosum*. Sol: *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum*, *Hypnum cupressiforme*.

2. Лишайники — ОПП 45 %, 4 вида. Cop_1: *Cetraria laevigata* 10 %, *Flavocetraria nivalis* 10 %. Cop_{1-sp}: *Stereocaulon saxatile* 2 %, *Cladina arbuscula* 3 %. Накипные и другие эпилитные формы не отмечены.

IV. Сиббальдиево-овсяницево-бадановая альпийская луговина

8 VIII 1988. Описание 55 ВК-АС. Западный Саян. Осевой Саянский хр. Высота 2489 над истоками р. Катаныг (левобережье р. Б. Уры). 2440 м. Склон над снежником среди россыпей гольцовой пустыни. Эксп. ЮЮВ (аз. 165°). < 20°. Орошение талыми водами.

I. Травяной покров образует пятна среди россыпей, ярусность практически не выражена: ОПП в пределах пятен 20—30 %, 27 видов. Cop_1: *Bergenia crassifolia* 20 %, *Festuca auriculata* 15 %, *F. kryloviana* 5 %, *Carex aterrima* 5 %. Sp.: *Festuca ovina* subsp. *sphagnicola*, *Carex altaica*, *C. bigelowii* subsp. *ensifolia*, *Dianthus superbus* < 1 %, *Lagotis integrifolia*. Sol: *Carex ledebouriana*, *C. macrogyna*, *C. orbicularis* < 1 %, *Juncus triglumis*, *Luzula confusa*, *Allium schoenoprasum*, *Polygonum bistorta* subsp. *nitens*, *Claytonia joanneana*, *Aconitum septentrionale*, *Aquilegia glandulosa*, *Callianthemum angustifolium* s.l., *Saxifraga melaleuca*, *Viola altaica*, *Phlojodicarpus villosus*, *Pedicularis oederi*, *Valeriana capitata*, *Doronicum altaicum*.

II. Напочвенный покров: ОПП 70 % в пределах пятен, 10 видов.

1. Мохообразные: ОПП 65 %, 4 вида. Cop_3: *Pogonatum dentatum* 55 %. Sp: *Polytrichum piliferum*, *Racomitrium heterostichum* 1—2 %, *Dicranum elongatum*.

2. Лишайники: ОПП ~ 2 % в пределах пятен, 6 видов. Sp-cop_1: *Cetrariella delisei* 1—2 %.

Sol: *Cetraria islandica*, *Stereocaulon saxatile*, *Cladonia fimbriata*, *C. pyxidata*, *Chrysothrix chlorina*.

III. Эпилитные накипные формы: ОПП 60 %, 2 вида. Cop_3: *Rhizocarpon geographicum* 40 %.

Cop_2: *Aspicilia cinerea* 20 %.

Наиболее важные сообщества, определяющие облик и существо гольцово-пустынного пояса (холодные гольцовые пустыни), характерны прежде всего для Осевого Саянского хребта, высоты которого максимальны для данной территории. Однако широкого развития пустынь надо ожидать и на хребте Голом в силу особенностей его геологических пород. Если по разреженности сосудистых растений, не образующих сколько-нибудь сомкнутого яруса, это типичные гольцовые пустыни, то по флористическому богатству они существенно превосходят описанные ранее варианты.

Высокогорные тундры и здесь такие же неотъемлемые сообщества в структуре растительности гольцово-пустынного пояса, как и в других регионах. Характерно сильное развитие злаков, особенно узколистных (овсяницы цикла *Ovinae*), дриады, а из разнотравья — *Bergenia crassifolia*. Развитие накипных форм умеренное; ОПП напочвенных лишайников 10—20 %.

Высокогорные пустоши отличаются господством узколистных форм — злаков, осок, но участие ситниковых здесь ниже, чем в пустошах более северных территорий (*Luzula multiflora* subsp. *frigida*). Уклоняются они и по сильному развитию напочвенных лишайников (до 50 %), тогда как накипные формы могут отсутствовать. Эти пустоши связаны с более сухим и теплым климатом, развиты больше на хребтах Хемчикском и Араданском; растительность их не только ксерофилизована, но может включать и степные элементы (*Pulsatilla flavescens*, *Scorzonera austriaca*, о. 144 АС).

Альпийские луговины пустынного пояса отличаются относительно высоким травостоем (до 35—40 см) с сильным развитием *Bergenia crassifolia* и видов *Festuca* цикла *Ovinae*. При мощном моховом покрове (ОПП до 65 %, в основном *Pogonatum dentatum*) напочвенные лишайники совершенно подавлены. В отличие от сухих высокогорных пустошей эпилитные формы могут быть развиты сильно, покрывая до 60 % поверхности камней (однако встречаются и луговины со слабым их развитием).

Заключение

Предварительное сравнение западно-саянских гольцовых пустынь с изученными ранее, в том числе в субарктических горах (Куваев, 1985), свидетельствует об их принципиальном сходстве и в то же время о значительной специфике пустынь Западного Саяна. Отличием является прежде всего повышенное флористическое богатство саянских пустынь. Из зарегистрированных в пустынном поясе 111 видов сосудистых растений имеет здесь максимум высотной приуроченности 21 вид, а с 8 видами, заходящими отсюда в нижележащие пояса, их насчитывается 29. Это очень высокий показатель сравнительно с субарктическими пустынями. При обычном для этой растительности ОПП 1—2 % они могут насчитывать до 20 и более видов сосудистых на 100 м². Исключительно в сообществах собственно гольцовых пустынь отмечены 6 видов — *Eriophorum scheuchzeri*, *Salix berberifolia*, *S. nasarovii*, *Rhodiola quadrifida*, *Saxifraga hirculus*, *S. oppositifolia*. Характерно участие более южных, нередко декоративных форм (*Dracocephalum grandiflorum*, *Pyrethrum pulchrum* и др.). Виды, имеющие максимум высотной приуроченности в поясе гольцовых пустынь или отмеченные только в них, прослеживаются среди мохообразных (*Tetralophozia setiformis*, *Pogonatum dentatum*, *Grimmia incurva* и др.) и лишайников (*Lecidea atrobrunnea*, *Pertusaria geminipara*, *Thamnolia vermicularis*, *Umbilicaria cylindrica* и т. п.).

Основные сообщества, свойственные поясу гольцовых пустынь в высокогорьях субарктической и бореальной зон, представлены и в Западном Саяне. Вместе с тем

здесь нами не обнаружены некоторые типичные сообщества пустынь — мертвые пустыни Frigorideserta mortua, листовато-лишайниковые F. foliaceo-lichenosa и др. Но в общем сообщества пустынь выражены достаточно типично.

Факт существования гольцовых пустынь в Западном Саяне можно считать установленным, хотя на исследованной территории в Саяно-Шушенском заповеднике гольцово-пустынный пояс пространственно ограничен и имеет островной характер.

Гольцовые пустыни на пике 2735.4 и других поднятиях представляют особый объект охраны в Саяно-Шушенском заповеднике и на их более глубокое изучение должно быть обращено серьезное внимание.

Благодарности

Приносим благодарность руководству Саяно-Шушенского заповедника; командиру вертолета В. А. Вернеру и сотруднику заповедника С. В. Кошелеву, в сложных условиях обеспечившим осуществление основного маршрута в верховья р. Синей; всем специалистам, принявшим участие в обработке материалов; М. П. Журбенко за просмотр и частичное определение лишайников, А. Н. Роденкову и И. Н. Поспелову, участвовавшим в оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров В. Д. Вопросы разграничения арктических пустынь и тундр как типов растительности // Тез. докл. 2-го. Делег. съезда ВБО. 1957. Вып. 4. Л. 3—8.

Богатырев К. П. Фрагментарные (грубоскелетные) почвы и их место в общей классификации почв // Почвоведение. 1959. № 2. С. 19—28.

Городков Б. Н. Полярные пустыни и арктические тундры (сравнительное почвенно-ботаническое исследование) // Бот. журн. 1947. Т. 32. № 1. С. 42—43.

Зятькова Л. К. Структурная геоморфология Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1977. 215 с.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1—2). С. 1—85.

Ковалев Н. Г. Дерновые почвы высокогорий Западного Саяна // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 18 с.

Константинова Н. Ф., Потемкин А. Д., Шляков Р. Н. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1 (1—2). С. 87—127.

Короткевич Е. С. Характерные признаки и принципы выделения зон полярных пустынь // Факторы и принципы физ.-геогр. районирования полярных областей Земли. Л., 1974. С. 43—48.

Красноборов И. М. Растительность высокогорий Западного Саяна // Растительные богатства Сибири. Новосибирск, 1971. С. 249—267.

Куваев В. Б. К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евразии // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 337—347.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах Северного полушария. М., 1985. 78 с.

Куваев В. Б., Сонникова А. Е. Высотное распределение сосудистых растений нижней части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 1998а. Т. 83. № 4. С. 39—60.

Куваев В. Б., Сонникова А. Е. Высотное распределение сосудистых растений лесной (средней) части горного профиля в Саяно-Шушенском заповеднике (Западный Саян) // Бот. журн. 1998б. Т. 83. № 11. С. 24—39.

Ломоносова М. Н. Растительность Уюкского хребта (Западный Саян) // Растительный покров бассейна Верхнего Енисея. Новосибирск, 1977. С. 164—189.

Ломоносова М. Н. Флора Уюкского хребта (Западный Саян) Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1978. 22 с.

Никонов В. В., Переверзев В. Н. Взаимосвязь высокогорной растительности и почв в Кольской Субарктике // Растительный покров субарктических высокогорий. Кировск, 1984. С. 18—19.

Определитель лишайников России. СПб., 1996. Вып. 6. 203 с.; 1998. Вып. 7. 166 с.

Определитель лишайников СССР. Л., 1971—1978. Вып. 1—5.

Ханминчун И. Б. Флора Восточного Танну-Ола (Южная Тува) // Новосибирск, 1980. 121 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Dalla Torre, *Harms H.* Genera siphonogamarum ad systema Engleriana conscripta. Lipsiae, 1900—1907. 921 p.

Hawksworth D. L., *Kirk P. M.*, *Sutton B. C.*, *Pegler D. N.* Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th ed. CAB International. 1995. 616 p.

SUMMARY

An opinion was advanced earlier about occurrence of cold alpine deserts (CAD) in the West Sayan (Kuvaev, 1985). In 1991 the co-authors of the paper V. B. Kuvaev and A. E. Sonnikova investigated the peak 2735.4 and other mountains in the upstreams of the Sinyaya (Blue) River in the Sayano-Shushensky Nature Reserve. The flora of local CAD comprises 51 species of lichens (including *Lecidea atrobrunnea*, *Pertusaria geminipara*, *Umbilicaria cylindrica* and other species with maximum frequency in CAD belt); 28 species of bryophytes (including *Tetralophozia setiformis*, *Pogonatum dentatum*, *Grimmia incurva*); 111 species of tracheophytes (including 21 species recorded only for CAD belt). *Eriophorum scheuchzeri*, *Salix berberifolia*, *S. nasarovii*, *Rhodiola quadrifida*, *Saxifraga hirculus*, *S. oppositifolia* are found only in CAD formation. Also characteristic are *Luzula confusa*, *L. multiflora* subsp. *frigida*, *Oxygraphis glacialis*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga cespitosa* etc. Among other are more southern *Dracocephalum grandiflorum*, *Pyrethrum pulchrum* etc. Plant formations in CAD belt are generally the same as in subarctic Eurasian mountains (Kuvaev, l.c.): Frigorideserta alpina, Tundra supraalpina, Pratula alpina. However, some associations typical for subarctic CAD belt have not been found: Frigorideserta alpina mortua, f. a. foliaceo-lichenosa etc.

As a whole, CAD of the West Sayan (typical South Siberian mountains), though they have specific features, evidently fall into CAD of Eurasian subarctic mountains.

УДК 581.526.533/531.42 : 58.571

© Н. В. Матвеева, Л. Л. Заноха

НАДЗЕМНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В СООБЩЕСТВАХ ПОЛЯРНЫХ ПУСТЫНЬ И ИХ ВЫСОТНЫХ АНАЛОГОВ

N. V. MATVEEVA, L. L. ZANOKHA. ABOVE GROUND PRODUCTIVITY OF VASCULAR PLANTS IN POLAR DESERT COMMUNITIES AND THEIR ALTITUDINAL ANALOGUES

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 12.09.2000

Приведены данные по надземной продуктивности цветковых растений в сообществах зоны полярных пустынь о-ва Большевик (Архипелаг Северная Земля) и их высотных аналогов в северо-западной части плато Путорана (Средне-Сибирское плоскогорье) и на плато о-ва Девон (Канадский Арктический Архипелаг). Низкие величины продуктивности 9.1—23.0 г/м^2 определяются суровыми макроклиматическими условиями и слабо варьируют в разных географических регионах. В отличие от тундровых сообществ, в которых основные строители зеленой массы осоки и кустарнички, в полярных пустынях надземная масса слагается злаками и разнотравьем. Варьирование соотношения злаков и двудольных (от равной представленности до преобладания одной из групп) не влияет на суммарный показатель продуктивности. Используемый метод не позволяет четко сказать, чем определяется низкий уровень продуктивности: действительно малым годичным приростом или меньшим обилием/покрытием видов на единицу площади.

Ключевые слова: продуктивность, растительные сообщества, полярные пустыни, Северная Земля, о-в Большевик, Арктический Архипелаг, о-в Девон, плато Путорана.

Данные о продукционных процессах могут ответить на многие вопросы, связанные с функционированием природных экосистем. Растительные сообщества полярных пустынь — относительно легкий объект для получения материалов по запасам массы и по продуктивности, поскольку эти величины в экстремальных условиях высоких широт низкие. Но отдаленность и труднодоступность самих полярных пустынь — причины того, что такой информации все еще очень мало (Alexandrova, 1970; Чернов и др., 1983; Bliss et al., 1984; Виелголаски, 1990; Bay, 1997; Lévesque, 1997). Сравнение данных затруднено из-за различий в методиках: неодинаковы размеры укосных площадок, их повторность и расположение в пространстве сообществ, показатели приводятся в пересчете на воздушно или абсолютно сухой вес. Иногда даются лишь суммарные величины без разборки по видам или хотя бы группам, что не позволяет провести анализа структуры биомассы. Несмотря на названные методические сложности, информация по продуктивности растительных сообществ разных природных зон представляет большой интерес для оценки общих запасов биомассы и градиентов ее распределения по земному шару. Растительность полярных пустынь, расположенных на краю термического градиента, с одной стороны, весьма уязвима, с другой — наиболее чувствительна к любым изменениям факторов среды. Изменения ее параметров, в частности продуктивности сосудистых растений, могут быть использованы для прогнозирования устойчивости природных экосистем при возрастании антропогенной нагрузки или предполагаемых изменениях климата.

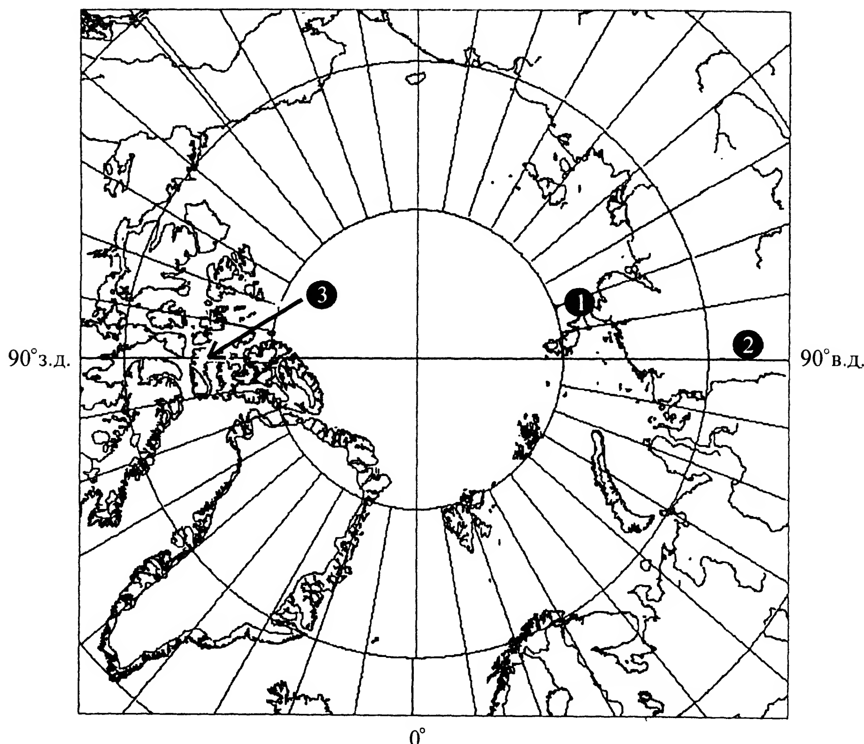


Рис. 1. Расположение районов исследований.

1 — о-в Большевик (Архипелаг Северная Земля); *2* — плато Путорана (Средне-Сибирское плоскогорье); *3* — о-в Девон (Канадский Арктический Архипелаг).

Материалы и методика

Данные по надземной продуктивности цветковых растений, обсуждаемые в настоящей работе, были получены в разные годы в 3 регионах (рис. 1): в 1991 г. на о-ве Девон (Канадский Арктический Архипелаг), в 1996 г. на плато Путорана (северная часть Средне-Сибирского плоскогорья), в 1997 г. на о-ве Большевик (Архипелаг Северная Земля) (табл. 1). Только о-в Большевик расположен в зоне полярных пустынь. На о-ве Девон, который находится в северной полосе тундровой зоны (Александрова, 1983; Bay, 1997), растительность полярнопустынного типа имеется лишь на плато на высоте около 400 м над ур. м.,[1] а на плато Путорана, находящемся в северной полосе тайги, — на террасах на высотах более 700 м.

Основные характеристики сообществ, в которых взяты укосы надземной массы цветковых растений, приведены в табл. 2.

Архипелаг Северная Земля, о-в Большевик. Весь архипелаг расположен в зоне полярных пустынь (Александрова, 1983). О-в Большевик, самый южный из островов архипелага, отнесен к южной полосе зоны полярных пустынь. Его растительность наиболее богата по составу и имеет относительно высокую сомкнутость. Укосы надземной биомассы были взяты в 2 районах острова.

Южный берег острова, бухта Солнечная. Приморская абразионно-аккумулятивная равнина, слабо перекрытая морскими четвертичными отложениями.

[1] Здесь и далее все высоты над ур. м.

ТАБЛИЦА 1

Краткая характеристика места взятия укосов

Географическое положение	Канадский Арктический Архипелаг, о-в Девон			Северная Земля, о-в Большевик			Плато Путорана, оз. Ыт-Кюэль (Собачье)		
Местоположение	биостанция Трулав, плато			р. Студеная		бухта Солнечная	гора на северном берегу озера у его восточной оконечности		
Ассоциация	Saxifrago oppositifoliae-Papaveretum dahlianum			Racomitrio ericoidi-Poetum abbreviatae	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Dicranoweisio crispulae-Deschampsietum borealis		
Описание	Д1	Д2	Д8	Б6	Б2	Б1	П21	П32	П41
Дата взятия укоса	4.08.91	5.08.91	8.08.91	16.08.98	16.08.98	31.08.98	8.08.96	8.08.96	11.08.96
Широта	75° 41′ с. ш.			78° 37′ с. ш.		78° 12′ с. ш.	69° 10′ с. ш.		
Долгота	84° 33′ з. д.			101° 13′ в. д.		103° 17′ в. д.	91° 55′ в. д.		
Высота, м над ур. м.	400	400	400	130	130	20	700	700	900
Уклон, °	0	0	0	0	5	0	0	0	0
Экспозиция	—	—	—	—	—	СЗ	—	—	—

Среднеиюльская температура — 2.2 °С, продолжительность вегетационного периода около 1 мес.

Укосы надземной массы цветковых растений были взяты в одном из сообществ (оп. Б1, 31.07.1997) асс. Aulacomnio-Deschampsietum borealis ass. nova prov.,[2] которая представляет зональную растительность.

Общее проективное покрытие около 50 %, в основном за счет мхов, которые образуют либо подушки, либо заполняют трещины в грунте. Цветковые растения растут как на голом грунте, так и в моховой дернине и имеют общее покрытие около 5 %. Наиболее обильны злаки *Deschampsia borealis*[3] и *Alopecurus alpinus* и виды разнотравья *Cardamine bellidifolia*, *Cerastium regelii* и *Stellaria edwardsii*. Основные мхи — *Aulacomnium turgidum*, *Racomitrium lanuginosum* и *Dicranoweisia crispula*. На голом грунте нередко имеется тонкая, в виде «щеточки», дернина из печеночника *Gymnomitrion corallioides*. Общее покрытие лишайников 5 %. Обильнее других кустистые формы *Cladonia macroceras*, *Thamnolia vermicularis*, *Stereocaulon alpinum* и накипной *Ochrolechia frigida*.

Кроме этого, укосы были взяты в 2 измененных сообществах: на лемминговине и на территории поселка. Оба сообщества относятся к асс. Saxifrago cernuae-Alopecuretum alpini Zanokha 2001 (Заноха, 2001).

Зоогенное сообщество площадью около 2 м² расположено на склоне долины ручья южной ориентации с супесчаной почвой. Сомкнутость *Alopecurus alpinus* — 30 %, высота травостоя 5—7 см. Кроме него отмечены 6 видов разнотравья (*Draba oblongata*, *D. pseudopilosa*, *Papaver polare*, *Poa alpigena*, *Stellaria edwardsii*, *Saxifraga cernua*). В напочвенном ярусе тонкий разорванный покров образуют мхи *Polytrichum alpinum* и *Sanionia uncinata* (оп. Б13, 26.08.1998).

Участки антропогенной растительности на территории поселка размером около 3 м² приурочены к пологому склону южной ориентации. Это однородные заросли вегетативных побегов *Alopecurus alpinus* сомкнутостью 100 % и высотой 15—18 см (оп. Б16, 31.08.1998).

---

[2] Названия ассоциаций предварительные, поскольку их диагнозы пока не опубликованы в соответствии с требованиями школы Браун-Бланке.

[3] Латинские названия: сосудистые растения — Sekretareva (1999) для Российской, Porsild, Cody (1989) для Канадской Арктики; мхи — Афонина, Чернядьева (1995); печеночники — Константинова, Потемкин (1996), лишайники — Andreev et al., (1996).

ТАБЛИЦА 2

Характеристика растительных сообществ, где были взяты укосы

Географическое положение	Канадский Арктический Архипелаг, о-в Девон			Северная Земля, о-в Большевик			Плато Путорана, оз. Ыт-Кюэль (Собачье)		
Местоположение	биостанция Трулав, плато			р. Студеная		бухта Солнечная	гора на северном берегу озера у его восточной оконечности		
Ассоциация	Saxifrago oppositifoliae-Papaveretum dahlianum			Racomitrio ericoidi-Poetum abbreviatae	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Dicranoweisio crispulae-Deschampsietum borealis		
Описание	Д1	Д2	Д8	Б6	Б2	Б1	П21	П32	П41
Проективное покрытие, %									
Общее покрытие	80	50	6	20	25	50	5	4	7
В том числе:									
цветковые растения	5	10	4	10	10	5	1	2	3
мхи	20	10	1	20	25	40	4	1	3
лишайники	+	25	+	5	5	5	+	1	1
черная криптогамная корка	50	5	1	—	—	—	—	—	—
Число видов									
Всего	41	49	35	41	42	61	26	25	26
В том числе:									
цветковые растения	18	15	15	16	15	13	14	9	11
мхи	19	19	14	16	13	27	9	11	9
лишайники	4	15	6	9	14	21	3	5	6
Число видов цветковых растений в укосах									
Всего	10	8	9	12	13	6	10	9	9
На 1 дм^2:									
среднее	3.0	1.7	1.3	2.6	2.8	1.4	1.9	2.0	1.1
пределы	1—6	0—5	0—5	0—7	0—6	0—3	0—3	0—6	0—3

Юго-западная часть острова, среднее течение р. Студеная. Межгорная равнина, представляющая денудационную поверхность выравнивания верхнего уровня на высоте около 130 м.

Укосы были взяты в 2 сообществах. Одно из них (оп. Б2, 15.08.1998) относится к той же ассоциации, что и на южном берегу острова — Aulacomnio-Deschampsietum borealis ass. nova prov. Второе — разнотравно-мятликово-моховое полигональное (оп. Б6, 14.08.1998) — предварительно отнесено к асс. Racomitrio ericoidi-Poetum abbreviatae ass. nova prov. Сообщества имеют сходную горизонтальную структуру и близкий видовой состав, но обилие видов различно. В 1-м в травяном ярусе преобладает щучка *Deschampsia borealis*, а в наземном — мох *Tomenthypnum nitens* и лишайник *Cetraria cucullata*, а во 2-м соответственно — мятлики *Poa abbreviata* и *P. lindebergii*, мох *Racomitrium ericoides* и лишайник *Stereocaulon rivulorum*. Кроме того, в 1-м сообществе выше обилие разнотравья (*Saxifraga cespitosa*, *S. tenuis*, *Papaver polare*).

Состав цветковых, попавших в укосы в 3 естественных сообществах, различается: в оп. Б1 видов вдвое меньше, чем в оп. Б2 (соответственно 6 и 12), а в оп. Б6, при

одинаковом числе видов с оп. Б2, есть виды, отсутствующие в обоих предыдущих — *Poa abbreviata*, *P. lindebergii* и *Saxifraga cespitosa*.

Плато Путорана, оз. Ыт-Кюэль (Собачье). Растительность террас 700 и 900 м, бо́льшая часть которых занята нагромождениями камней или щебнистыми осыпями, отнесена к поясу холодных гольцовых пустынь (Куваев, 1985). На участках мелкозема на внутренних частях террас формируются разреженные сообщества, по структуре покрова и составу растений наиболее близкие к сообществам полярных пустынь сибирского сектора Арктики и, отчасти, к растительности снежников тундровой зоны Таймыра (Матвеева, 1998).

Укосы взяты в 3 сообществах, предварительно отнесенных к асс. Dicranoweisio crispulae-Deschampsietum borealis ass. nova prov. Два из них (оп. П21, 24.08.1996 и П32, 26.08.1996) располагались на террасе 700 м и одно (оп. П41, 1.08.1996) — на 900 м.

Во всех сообществах наиболее обильны дерновинный злак *Deschampsia borealis* (1—5 %) и мох *Dicranoweisia crispula*, которые и создают рисунок куртинно-подушечного типа горизонтальной структуры. Остальные виды как цветковых растений (*Cerastium regelii*, *Oxyria digyna*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cernua*, *S. hyperborea*, *S. tenuis*), так и мхов (*Andreaea rupestris*, *Hygrohypnum polare*, *Polytrichum alpinum*, *Racomitrium canescens*, *Sanionia uncinata*), печеночников (*Anthelia juratzkana* и *Gymnomitrion corallioides*) и лишайников (*Cetrariella delisei*, *Cladonia stricta*, *C. pleurota*) являются постоянным, но не обильным компонентом.

Сообщества на террасе 700 м, при одинаково низком проективном покрытии (4—5 %) и сходном видовом составе, различались обилием подушек мха *Dicranoweisia crispula*: в оп. П21 они были заметным элементом горизонтальной структуры, а в оп. П32 их почти не было. Сообщество на террасе 900 м беднее по составу при несколько большем (7 %) проективном покрытии. Состав цветковых растений, попавших в укосы во всех 3 сообществах, одинаков.

Канадский Арктический Архипелаг, о-в Девон. Большую часть о-ва Девон занимает плато, приподнятое на высоту около 400 м, которое, как и весь остров, сложено доломитами. Его центральная часть перекрыта ледяным куполом. Описания растительности были сделаны вблизи края плато над приморской низиной, где расположена полевая научная станция Трулав (Truelove). Общая характерная черта плато — его повышенная щебнистость и выраженная структурность грунтов (Washburn, 1956). Здесь хорошо представлены отсортированные полигоны с мелким или средним щебнем в каменистых трещинах и суглинком в центре полигонов. Поверхность полигонов почти свободна от растений либо покрыта черной или серой коркой споровых. Мхи приурочены к трещинам, цветковые растут и на полигонах, и в трещинах. Из 22 видов цветковых, отмеченных в описаниях, в каждом конкретном сообществе встречается в среднем 15 видов. Наиболее обильны: мак *Papaver dahlianum*, камнеломки *Saxifraga cespitosa* и *S. oppositifolia*, крупки *Draba corymbosa* и *D. oblongata*, гвоздичные *Cerastium alpinum*, *Minuartia rossii* и *M. rubella*. Покрытие мхов (*Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, *Hypnum bambergeri* и *Orthothecium chryseum*) варьирует от 1 до 20 %. Лишайники представлены накипными формами, из которых чаще других встречаются *Lecanora epibryon*, *Pachyospora verrucosa*, *Rinodina roscida*, *Ochrolechia frigida* и *Toninia lobulata*.

Укосы были взяты в 3 сообществах, предварительно отнесенных к 3 вариантам асс. Saxifrago oppositifoliae—Papaveretum dahlianum ass. nova prov.

Наиболее влажный вариант (оп. Д1, 7.07.1991) хорошо выделяется из-за высокого обилия черной лишайниково-водорослевой корки. Средний по увлажнению вариант (оп. Д2, 9.07.1991) имеет бо́льший набор лишайников, а в качестве дифференцирующих его видов можно назвать мох *Schistidium andreaeopsis* и лишайник *Lecidea ramulosa*. Третье сообщество (оп. Д8, 15.07.1991), расположенное на пологом склоне с подветренной стороны (по косвенным признакам — с долгим лежанием снега), — обедненный вариант предыдущего, который при одинаковом составе цветковых отличается от него более низким общим проективным покрытием (меньше покрытие как мхов, так и цветковых) и бедным составом споровых (особенно лишайников). Состав цветковых растений, попавших в укосы во всех 3 сообществах, одинаков.

Для получения величин годичного прироста надземной части цветковых растений на единицу площади был применен традиционный метод — состригание растений на

уровне почвы на пробной площадке. Размер укосной площадки — 1 дм^2, повторность — 30 (на островах Девон и Большевик) и 50 (на плато Путорана). Площадки укладывали вплотную друг к другу вдоль трансекта, проходящего через все структурные элементы сообщества. Укосы состригали в августе, ближе к концу вегетационного периода, когда все растения имели максимальный прирост. Биомассу разбирали на 3 фракции: ветошь, живую многолетнюю часть (для видов, у которых живые надземные органы, в наших данных стебли и листья двух видов камнеломок, сохраняются более 1 года) и годичный прирост. Две последние фракции различали по видам. Образцы высушивали на воздухе. Для получения величины суммарного годичного прироста на единицу площади сообщества данные по всем пробным площадкам суммировали, затем получали простую среднюю и пересчитывали в граммах на 1 м^2. Для анализа структуры продуктивности суммировали показатели по таксономическим (родам и семействам) и агробиологическим (граминоидные и разнотравье) группам.

В результате получили данные по воздушно-сухому весу надземной фитомассы, которая включала живую массу (годичный прирост+многолетняя живая масса) и ветошь (прикрепленная сухая часть) на 1 м^2, исследованных сообществ с учетом их структуры. Предметом обсуждения является в основном годичный прирост.

Результаты и обсуждение

Уровень продуктивности. Надземная продуктивность цветковых растений в естественных сообществах в районах исследования достаточно низка и укладывается в диапазон от 9 г/м^2 на плато Путорана на террасе 900 м до 23 г/м^2 на о-ве Большевик. Во всех 3 районах имеются сообщества с примерно равными (и средними в данной выборке) величинами продуктивности 15—16 г/м^2 и по одному — с более низкими величинами 9—12 г/м^2 (табл. 3).

Величина продуктивности выше 20 г/м^2 получена для асс. Racomitrio ericoidi-Poetum abbreviatae на о-ве Большевик (р. Студеная), в котором основную массу создают злаки *Poa abbreviata* и *P. lindebergii*. В 2 других сообществах при разбросе 11.9—15.4 г/м^2 основная часть прироста приходится на *Deschampsia borealis*.

Показатели для 2 высотных вариантов можно считать одинаковыми. В каждом по 2 сообщества имеют средние величины (15—16 г/м^2) и по 1 — низкие (9—10 г/м^2). На плато Путорана основную часть прироста, так же как и на о-ве Большевик, дает *Deschampsia borealis*, а на плато о-ва Девон — *Saxifraga cespitosa*.

Основная доля живой надземной массы цветковых растений приходится на ежегодный прирост. Но в 4 случаях была и многолетняя живая масса (в основном листья *Saxifraga cespitosa* и в меньшей — *S. oppositifolia*), которая в составе общей надземной массы составляла от 1 до 41 % (табл. 3).

Запас ветоши варьирует от 12.2 до 34.8 г/м^2, что в среднем в 1.5 раза больше, чем годичный прирост. На плато Путорана в оп. П21 ветоши было меньше (0.8), а в оп. П41 — в 2.5 раза больше, чем годичный прирост.

Годичный прирост в злаковых сообществах на норе леммингов составил 156.0, а в антропогенном — 702.9 г/м^2, соответственно ветошь — 4.1 и 526.5 г/м^2.

Структура продуктивности. Всего в укосы в естественных сообществах попали 24 вида: на плато о-ва Девон — 9, на о-ве Большевик — 15 и на плато Путорана — 12. Общим для всех районов оказались только 2 вида — *Draba oblongata* и *Saxifraga cernua*. В каждом из районов имеются собственные виды, а на о-ве Большевик есть виды, общие с двумя другими районами (табл. 3). Основу биомассы составляют: на о-ве Большевик — *Poa abbreviata* и *P. lindebergii* (53 %), *Deschampsia borealis* (44—89 %); на плато Путорана — *D. borealis* (50—75 %); на плато о-ва Девон — *Saxifraga cespitosa* (33—73 %).

Различия в составе на родовом уровне также достаточно велики: всего родов — 16, общих — 4, общих для Российского сектора — 4 и по 2 собственных (табл. 4).

ТАБЛИЦА 3

Надземная масса цветковых растений, г/м²

Географическое положение	Канадский Арктический Архипелаг, о-в Девон			Северная Земля, о-в Большевик			Плато Путорана, оз. Ыт-Кюэль (Собачье)		
Местоположение	биостанция Трулав, плато			р. Студеная		бухта Солнечная	гора на северном берегу озера у его восточной оконечности		
Ассоциация	Saxifrago oppositifoliae-Papaveretum dahlianum			Racomitrio ericoidi-Poetum abbreviatae	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Dicranoweisio crispulae-Deschampsietum borealis		
Описание	Д1	Д2	Д8	Б6	Б2	Б1	П21	П32	П41
Minuartia rossii	1.07	0.27	0.18						
Puccinellia vaginata	1.37	0.06	0.24						
Saxifraga oppositifolia	1.06	1.10	0.06						
Cerastium alpinum	0.82	0.97	2.69						
Draba macrocarpa	2.14	0.83	1.80	0.04					
Saxifraga cespitosa	**7.36**	**10.76**	**3.18**	2.79					
Papaver polare	0.58	2.23	1.80	1.85	1.31	0.28			
Draba oblongata + *D. micropetala*	1.48		0.17	1.14	2.17	0.29	0.26	0.01	
Saxifraga cernua		0.01	0.20	0.06	0.02	0.32	0.28	0.08	0.19
Cardamine bellidifolia				0.37	0.21		0.01	0.30	0.05
Saxifraga tenuis				1.85	0.14	0.18	0.03	0.40	0.35
Cerastium regelii				0.03			0.11	0.20	0.09
Stellaria edwardsii				0.53	2.10	0.18			
Luzula nivalis				0.67	0.53				
Cerastium bialynickii				1.63	1.22				
Poa abbreviata + *P. lindebergii*				**12.06**					
Deschampsia borealis					**6.78**	**10.70**	**9.24**	**7.66**	**6.88**
Oxyria digyna					0.50		1.79	3.90	0.80
Alopecurus alpinus					0.41				
Saxifraga hyperborea							0.75	0.07	0.07
Poa paucispicula							1.34	0.28	0.81
Lagotis minor							0.26		
Ranunculus sulphureus							1.06		
Papaver lapponicum								2.85	
Суммарный годичный прирост	15.88	16.23	10.32	23.02	15.41	11.95	14.78	16.20	9.14
Многолетняя живая масса	2.19	6.73	0.33	0.57					
Ветошь	24.00	32.72	15.12	34.75	17.46	18.46	12.17	29.03	22.50

Примечание. Здесь и в табл. 4 жирным шрифтом выделены показатели, дающие основной годичный прирост.

ТАБЛИЦА 4

Участие родов цветковых растений в годичном приросте надземной массы, г/м^2

Географическое положение	Канадский Арктический Архипелаг, о-в Девон			Северная Земля, о-в Большевик			Плато Путорана, оз. Ыт-Кюэль (Собачье)		
Местоположение	биостанция Трулав, плато			р. Студеная		бухта Солнечная	гора на северном берегу озера у его восточной оконечности		
Ассоциация	Saxifrago oppositifoliae-Papaveretum dahlianum			Racomitrio ericoidi-Poetum abbreviatae	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Dicranoweisio crispulae-Deschampsietum borealis		
Описание	Д1	Д2	Д8	Б6	Б2	Б1	П21	П32	П41
Minuartia	1.07	0.27	0.18						
Puccinellia	1.37	0.06	0.24						
Saxifraga	8.42	11.87	3.44	4.7	0.16	0.50	1.06	0.55	0.61
Cerastium	0.82	0.97	2.69	1.66	1.22		0.11	0.20	0.09
Draba	3.62	0.83	1.97	1.18	2.19	0.29	0.26	0.01	
Papaver	0.58	2.23	1.80	1.85	1.31	0.28		2.85	
Cardamine				0.37	0.21		0.01	0.30	0.05
Poa				**12.06**			1.34	0.28	0.81
Stellaria				0.53	2.10	0.18			
Luzula				0.67	0.53				
Deschampsia					**6.78**	**10.70**	**9.24**	**7.66**	**6.88**
Oxyria					0.50		1.79	3.90	0.80
Alopecurus					0.41				
Lagotis							0.26		
Ranunculus							1.06		

Из 9 семейств 5 — общие для всех районов, 4 представлены только в Сибирском секторе — по 2 на Северной Земле и плато Путорана (табл. 5). По значимости в создании надземной массы 5 общих семейств можно ранжировать следующим образом: *Poaceae* и *Saxifragaceae*, затем *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Papaveraceae*. Среди остальных относительно высокую долю массы (24 %) может давать сем. *Polygonaceae*, представленное единственным видом *Oxyria digyna*.

Соотношение двудольных и однодольных (в данном исследовании в основном представленных злаками) варьирует как в разных, так и в одном районе. В Канадском секторе более 90 % массы создается двудольными, а в Сибирском имеются 2 варианта структуры продуктивности: либо преобладают однодольные (85—90 %), либо обе группы представлены почти поровну (рис. 2; табл. 6).

В обоих измененных сообществах основу годичного прироста дает злак *Alopecurus alpinus*: 100 % в антропогенном и 89 % в зоогенном (остальные 11 % приходятся на 6 видов).

Прежде чем перейти к сравнительной оценке полученных данных, следует подчеркнуть, что примененный метод дает показатели годичного прироста именно на единицу площади сообщества. Недостатком его является невозможность оценить собственно годичный прирост растений, который получают другими методами.

По нашим данным, годичный прирост надземной части цветковых растений в полярных пустынях и их высотных аналогах в среднем составляет около 15 г/м^2 воздушно-сухого веса при варьировании от 9 до 23 г/м^2 (табл. 3). Эти цифры одного порядка с данными по годичному приросту из других районов полярных пустынь. Известные величины этого показателя в Российской Арктике — 6.2 г/м^2 для Земли

ТАБЛИЦА 5

Участие семейств цветковых растений в годичном приросте надземной массы, г/м^2

Географическое положение	Канадский Арктический Архипелаг, о-в Девон			Северная Земля, о-в Большевик			Плато Путорана, оз. Ыт-Кюэль (Собачье)		
Местоположение	биостанция Трулав, плато			р. Студеная		бухта Солнечная	гора на северном берегу озера у его восточной оконечности		
Ассоциация	Saxifrago oppositifoliae-Papaveretum dahlianum			Racomitrio ericoidi-Poetum abbreviatae	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Dicranoweisio crispulae-Deschampsietum borealis		
Описание	Д1	Д2	Д8	Б6	Б2	Б1	П21	П32	П41
Poaceae	1.37	0.06	0.24	12.06	7.19	10.7	10.58	7.94	7.69
Caryophyllaceae	1.89	1.24	2.87	2.19	3.32	0.18	0.11	0.20	0.09
Saxifragaceae	8.42	11.87	3.44	4.7	0.16	0.50	1.06	0.55	0.61
Brassicaceae	3.62	0.83	1.97	1.55	2.40	0.29	0.27	0.31	0.05
Papaveraceae	0.58	2.23	1.80	1.85	1.31	0.28		2.85	
Polygonaceae					0.50		1.79	3.90	0.80
Juncaceae				0.67	0.53				
Scrophulariaceae							0.26		
Ranunculaceae							1.06		

Франца-Иосифа (Александрова, 1969, 1971) и 5—10 г/м^2 для мыса Челюскин (Чернов и др., 1983). Для Гренландии имеются сведения лишь о надземной биомассе цветковых — от 0.6 в самых разреженных группировках до 11.2 г/м^2 в наиболее богатых с обилием камнеломки *Saxifraga oppositifolia* (Bay, 1997). Чтобы получить представление о годичном приросте, эти цифры нужно уменьшить, по крайней мере, вдвое. Для полярных пустынь Канадской Арктики имеются данные для нескольких островов (Bliss, 1977; Bliss, Svoboda, 1984; Bliss et al., 1984). Показатели прироста варьируют от очень низких величин — от менее 1—2 г/м^2 (о-в Батурст) до более высоких —

ТАБЛИЦА 6

Структура надземной продуктивности цветковых растений, %

Географическое положение	Канадский Арктический Архипелаг, о-в Девон			Северная Земля, о-в Большевик			Плато Путорана, оз. Ыт-Кюэль (Собачье)		
Местоположение	биостанция Трулав, плато			р. Студеная		бухта Солнечная	гора на северном берегу озера у его восточной оконечности		
Ассоциация	Saxifrago oppositifoliae-Papaveretum dahlianum			Racomitrio ericoidi-Poetum abbreviatae	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Aulacomnio-Deschampsietum borealis	Dicranoweisio crispulae-Deschampsietum borealis		
Описание	Д1	Д2	Д8	Б6	Б2	Б1	П21	П32	П41
Однодольные	8.8	0.4	2.3	55.3	50.6	89.5	71.6	49.0	84.6
Двудольные	91.2	99.6	97.7	44.7	49.4	10.5	28.4	51.0	15.4

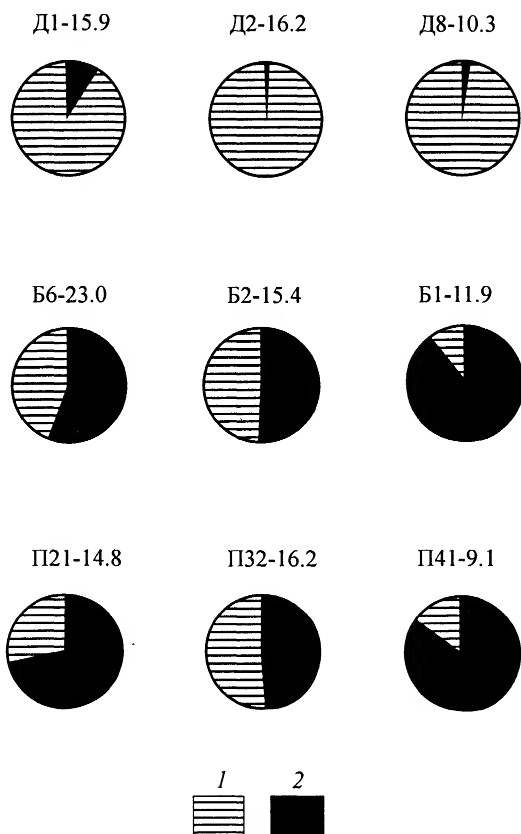


Рис. 2. Соотношение однодольных и двудольных растений в структуре биомассы сообществ полярных пустынь и их высотных аналогов.

1 — двудольные, *2* — однодольные растения. Обозначения: слева — номера описаний (соответствуют табл. 1—6), справа — величина продуктивности, г/м^2.

3—5 г/м^2 (о-в Кинг Кристиан) и 12—13 г/м^2 (острова Еллеф Рингнес и Мелвилл). Для плато о-ва Девон приводили цифры в 2.4 г/м^2 (Svoboda, 1973), 2—5 г/м^2 — в пределах 0.5 км от края плато с наиболее развитой растительностью и 0.5 г/м^2 в глубине плато в 20 м от ледника (Svoboda, 1977). На о-ве Элсмир на плато над долиной Свердруп Пас величина надземной биомассы (продуктивность + ветошь) менее 10 г/м^2, в среднем — 5.8, минимум — 0.1 г/м^2 (Lévesque, 1997).

Наши данные в этом ряду дали самые высокие показатели годичного прироста. Причиной этого может быть как действительно более высокий прирост в тех сообществах, где мы работали (о-в Большевик — это южная полоса зоны полярных пустынь), а также благоприятные погодные условия в те годы, когда были взяты укосы, так и методические различия во взятии укосов (разные размеры пробных площадок, способ их закладки и повторность). Кроме того, канадские и гренландские показатели даны в пересчете на абсолютно сухой вес, наши — на воздушно-сухой (при сравнениях их следует уменьшать примерно на 20 %). Все это необходимо иметь в виду и осторожно оперировать с абсолютными значениями. Но все же то, что данные, полученные в разные годы, в разных районах, разными исследователями, с использованием разных методических приемов, оказываются близкими, позволяет принять порядок величин годичного природа надземной части цветковых растений в экстремальных условиях полярных пустынь и их высотных аналогов, предложенный Виелголаски (1990), — от показателей близких к 0 до 30 г/м^2. Верхний предел может быть даже опущен до 25 г/м^2.

Анализ зависимости уровня продуктивности от состава и структуры сообществ в нашей выборке не показал каких-либо четких связей величины годичного прироста ни с проективным покрытием (как общим, так и покрытием цветковых), ни с числом видов цветковых (общим и попавшим в укосы). Поразительным оказалось также отсутствие связи между продуктивностью и структурой биомассы. Одинаковые величины годичного прироста были получены при противоположном соотношении двудольных и однодольных: на плато о-ва Девон при абсолютном преобладании двудольных и на о-ве Большевик и плато Путорана при доминировании злаков или почти равной доле обеих групп (табл. 6; рис. 2).

Еще одной отличительной чертой продукционных процессов в полярных пустынях является то, что живая надземная масса цветковых растений почти или совсем не отличается от продуктивности (= годичного прироста).

Соотношение продуктивность/ветошь в условиях полярных пустынь примерно одинаково в циркумполярном масштабе независимо от состава (злаки или разнотравье). То, что запас ветоши в среднем в 1.5 раза (пределы 1.2—2.5) больше, чем годичный прирост, косвенно указывает на то, что она сохраняется более 1 года прежде, чем перейти в состояние опада. Это — свидетельство пониженной интенсивности процессов разложения (Паринкина, 1989). Отсутствие ветоши на лемминговине — результат того, что она использована леммингами.

В нашем исследовании самая высокая величина (23 г/м²), полученная в южной полосе зоны полярных пустынь на о-ве Большевик в сообществе с доминированием дерновинных злаков *Poa abbreviata* и *P. lindebergii*, приближается к показателям годичного прироста, известным из северной полосы подзоны арктических тундр на Таймыре (26—27 г/м²) (Чернов и др., 1983). Это вполне логично укладывается в континуальный ряд снижения продуктивности в северном направлении.

Продуктивность зоогенных луговин на норах лемминга Dycrostonyx torquatus почти в 10 раз выше, чем в зональных сообществах, а на антропогенном лугу из *Alopecurus alpinus* — в 50. Эти данные — предмет разговора о зависимости продукционных процессов от различных факторов. Довольно часто при обсуждении состава и структуры растительных сообществ полярных пустынь ведущее значение недостатка тепла, как основной причины низких величин биологического разнообразия и запасов фитомассы, оспаривается в пользу бедности почвы питательными веществами, особенно азота. Действительно, при одинаковых температурных условиях добавка азота увеличивает продуктивность некоторых растений. Но в данных климатических условиях в естественных сообществах полярных пустынь высокий уровень плодородия почвы невозможен. Поэтому именно общий недостаток тепла является причиной низкой продуктивности растений как в виде прямого воздействия приводящего к подавлению ростовых процессов, так и косвенного — через бедность питательными веществами. Повышение продуктивности в зоогенных и антропогенных сообществах всегда коррелирует со снижением видового богатства, а высокие величины годичного прироста обеспечиваются за счет разрастания какого-то одного вида, вплоть до формирования моновидового сообщества.

Этот вывод подтверждают впечатления от посещения птичьего базара на юге о-ва Большевик в 25 км к востоку от бухты Солнечная. В работах орнитологов обычно упоминается богатая растительность на территории, находящейся в зоне влияния жизнедеятельности колонии птиц из-за дополнительного притока азота в виде птичьего помета. Наши описания растительности вблизи базара на о-ве Большевик показали заметное снижение видового разнообразия сосудистых растений. Впечатление о «богатстве» создается из-за увеличения сомкнутости покрова вплоть до его полного смыкания за счет немногих видов, чаще мхов (*Bryum tortifolium*, *Orthothecium chryseum*, *Polytrichum alpinum*, *Tortula ruralis*), но иногда и цветковых. Например, на о-ве Мейбл (Земля Франца-Иосифа) вблизи птичьего базара были отмечены густые заросли *Saxifraga cernua*, с многочисленными вегетативными побегами и крупными толстыми листьями (Odasz, 1994).

Заключение

Надземная продуктивность цветковых растений в сообществах полярных пустынь и их высотных аналогов достаточно низка и укладывается в диапазон 5—23 г/м². Самые высокие величины из южной полосы зоны полярных пустынь сравнимы с таковыми из северной полосы подзоны арктических тундр (27 г/м²).

При пересчете на площадь важны 2 фактора — прирост на особь и степень сомкнутости покрова. Величина надземной продуктивности может зависеть как от низкого годичного прироста, так и от низких показателей обилия/покрытия видов на единицу площади. Используемая методика не позволяет различать эти 2 аспекта. Величину реального годичного прироста точнее всего можно оценить при пересчете на особь. При этом, в свою очередь, возникнут проблемы определения особи растений, особенно длиннокорневищных видов. Кроме того, этот показатель будет напрямую зависеть от размера особи. Поэтому остается только экспертная оценка, на основании которой можно сделать заключение, что низкая продуктивность растительных сообществ в полярных пустынях, примерно, в равной степени определяется и низким годичным приростом цветковых растений, и их слабой сомкнутостью.

Надземная масса сообществ полярных пустынь и их высотных аналогов слагается 2 группами растений: злаками и разнотравьем, в отличие от тундровых сообществ, в которых основные строители зеленой массы осоки и кустарнички. Соотношение злаков и двудольных варьирует в разных географических секторах. В Канадской Арктике в структуре биомассы преобладают двудольные, в Российской — высока (49—89.5 %) доля злаков. Такое варьирование не влияет на суммарный показатель продуктивности. Бóльшая часть двудольных как по числу видов, так и по массе во всех исследованных сообществах из разных районов относится к 3 семействам: *Brassicaceae*, *Caryophyllaceae* и *Saxifragaceae*.

Низкие величины надземной продуктивности и их диапазон, а также структура биомассы могут быть использованы как один из диагностирующих признаков для выделения зоны полярных пустынь.

Благодарности

Авторы приносят искреннюю благодарность проф. Л. Блиссу (Университет Вашингтона, Сиэтл, США) за возможность работы на о-ве Девон, руководству Центральной арктической геологоразведочной экспедиции (Норильск) за содействие в организации в проведении полевых работ на о-ве Большевик, директору Путоранского заповедника В. В. Ларину за помощь во время работ на плато Путорана.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы ГНТП России «Комплексные исследования океанов, морей, Арктики и Антарктики» (раздел 05.09) и Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 96-15-97924, 97-04-48952, 99-04-48888 и 00-04-49439), а также Национального научного фонда США.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа) // Проблемы ботаники. 1969. Т. 11. Вып. 2. С. 47—60.

Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной фитомассы полярной пустыни на Земле Франца-Иосифа // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л., 1971. С. 33—37.

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.

Афонина О. М., *Чернядьева И. Б.* Мхи Российской Арктики: список видов и библиография // Arctoa. 1995. Т. 5. С. 99—142.

Виелголаски Ф. Е. (*Wielgolaski F. E.*) Зависимость первичной продуктивности от климатических и эдафических факторов // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 203—206.

Заноха Л. Л. Классификация зоогенной и антропогенной растительности центрально-сибирского сектора Арктики (полуостров Таймыр, архипелаг Северная Земля) // Растительность России. 2001. № 1. С. 6—16.

Константинова Н. А., Потемкин А. Д. Печеночники Российской Арктики: список видов и библиография // Arctoa. 1996. Т. 6. С. 125—150.

Куваев В. Б. Холодные гольцовые пустыни в приполярных горах северного полушария. М., 1985. 73 с.

Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики // Тр. Бот. ин-та РАН. СПб., 1998. Вып. 21. 220 с.

Паринкина О. М. Микрофлора тундровых почв: Эколого-географические особенности и продуктивность. Л., 1989. 159 с.

Чернов Ю. И., Матвеева Н. В., Заноха Л. Л. Опыт изучения прироста цветковых растений в сообществах Таймыра // ДАН СССР. 1983. Т. 272. № 4. С. 999—1002.

Alexandrova V. D. The vegetation of the tundra zones in the USSR and data about its productivity // Productivity and conservation in the Northern Circumpolar lands / Eds W. A. Fuller, P. G. Kevan. IUCN Publ., New Series 16. Morges, Switzerland, 1970. P. 93—114.

Andreev M., Kotlov Yu., Makarova J. Checklist of the lichens and lichenocolous fungi of the Russian Arctic // Bryologist. 1996. Vol. 99. N 2. P. 137—169.

Bay Ch. Floristical and ecological characterization of the polar desert zone of Greenland // J. Veg. Sci. 1997. Vol. 8. N 5. P. 685—696.

Bliss L. C. (Ed.). Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high arctic ecosystem. Edmonton, 1977. 714 p.

Bliss L. C., Svoboda J. Plant communities and plant production in the Western Queen Elizabeth Islands // Holarctic Ecol. 1984. Vol. 7. P. 325—344.

Bliss L. C., Svoboda J., Bliss D. I. Polar deserts, their plant cover and plant production in the Canadian High Arctic // Holarctic Ecol. 1984. Vol. 7. P. 305—324.

Lévesque E. Plant distribution and colonization in extreme polar deserts, Ellesmere Island, Canada // Thesis of the PhD Degree. University of Toronto. 1997. 331 p.

Odasz A. M. Nitrate reductase activity in vegetation below a bird cliff, Spitsbergen, Norway // J. Veg. Sci. 1994. N 5. P. 24—32.

Porsild A. E., Cody W. J. Vascular plants of continental Northwest Territories, Canada. Ottawa, 1989. 667 p.

Sekretareva N. The vascular plants of the Russian arctic and adjacent territories. Sofia, Moscow, 1999. 160 p.

Svoboda J. Primary production of plant communities of the Truelove lowland, Devon Island, Canada // Primary production and production processes, Tundra Biome. Proc. Conf, Dublin, Ireland, April 1973. Edmonton, 1973. P. 15—26.

Svoboda J. Ecology and primary production of raised beach communities, Truelove lowland // Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high arctic ecosystem / Bliss L. C. (Ed.). Edmonton, 1977. P. 185—216.

Washburn A. L. Classification of patterned ground and review of suggested origin // Bull. Geol. Soc. Amer. 1956. Vol. 67. P. 823—866.

SUMMARY

New data on the above ground productivity of vascular plants in communities of the polar desert zone are obtained in Bolshevik Island (Severnaya Zemlya Archipelago) and of their altitudinal analogues in the north-western part of Putorana Plateau (Sredne-Sibirskoye Upland) and in Devon Island plateau (Canadian Arctic Islands). The low productivity (9.1—23.0 g/m^2) is determined by severe macroclimatic conditions and slightly varies in different geographic regions. Above ground mass is composed by graminoids (grasses) and forbs, as against tundra plant communities, where sedges and dwarf shrubs dominate in biomass. The variation of graminoids/dicotyledonous plants ratio does not influence upon the total of productivity.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.526.325.2

© А. Г. Охапкин

СУКЦЕССИИ ФИТОПЛАНКТОНА ПРИ ЭВТРОФИРОВАНИИ И ЗАРЕГУЛИРОВАНИИ СТОКА РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ

A. G. OKHAPKIN. SUCCESSIONS OF PHYTOPLANKTON UNDER EUTROPHICATION AND DAM REGULATION OF WATERFLOW IN RIVER ECOSYSTEMS

Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского
603600 Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23
Поступила 24.01.2000

На основе анализа литературных данных и материалов собственных более чем 20-летних исследований состава и экологии массовых видов водорослей планктона эвтрофированных водотоков умеренной зоны предложена схема динамики структурообразующих компонентов альгоценозов при эвтрофировании и зарегулировании стока речных экосистем.

Ключевые слова: речные экосистемы, фитопланктон, массовые виды, сукцессия, эвтрофирование, зарегулирование стока.

Проблема антропогенного эвтрофирования остается актуальной в связи с глобальными масштабами этого процесса и значительными негативными экологическими последствиями для водных экосистем, приводящими к необратимым нарушениям функциональных связей, снижению полезной продуктивности и ухудшению качества воды (Сиренко, Гавриленко, 1978; Paerl, 1988; Трифонова, 1990, 1994). Не менее важным остается выяснение закономерностей изменения структурных особенностей фитопланктона при зарегулировании стока рек в ходе процессов лимногенеза (Приймаченко, 1981; Охапкин, 1994, 1997). В крупных речных экосистемах, таких как Волга, Днепр, Ангара, Дунай, Рейн и др., экологические эффекты антропогенного эвтрофирования трудно отделить от структурных изменений планктонных фитоценозов, проходивших в ходе зарегулирования их стока.

На примере озерных экосистем показаны основные тенденции изменения состава массовых видов фитопланктона в ходе сезонной сукцессии, а также в процессе антропогенного и природного эвтрофирования (Reynolds, 1984; Трифонова, 1990, 1994). Для речных экосистем как в их естественном состоянии, так и при зарегулировании стока плотинами ГЭС эти вопросы изучены значительно хуже.

Материал и методы

Для анализа основных тенденций изменения состава массовых видов потамофитопланктона водотоков, различных по морфометрическим показателям и концентрации биогенных элементов в воде (общий фосфор, сумма минеральных форм азота), при их эвтрофировании и зарегулировании стока плотинами ГЭС изучена система водохранилищ Средней Волги (Горьковское и Чебоксарское) и совокупность рек (притоков в основном Чебоксарского водохранилища). Состав и динамика обилия фитопланктона незарегулированной р. Волги от плотины Горьковской ГЭС до г. Чебоксары исследовались в 1969—1980 гг., Горьковского водохранилища — в 1972—1983 и в 1988—1992 гг. в основном посезонно, реже — ежемесячно. Начальные этапы

сукцессии фитопланктона при зарегулировании стока р. Волги изучены в первые 10 лет (1981—1990 гг.) существования Чебоксарского водохранилища. Фитопланктон речных экосистем, не затронутых гидростроительством, исследовался в разные периоды с конца 1970-х до начала 1990-х годов путем стационарных и маршрутных наблюдений в основном на водотоках бассейна Чебоксарского водохранилища: р. Оке в нижнем течении и ее притоках (Клязьме, Сейме, Мокше, Теше); Везломе, Ватоме, Ветлуге, Керженце, Линде, Санде, Узоле (левые притоки р. Волги); Кудьме, Суре, Цивиле (правые) и некоторых других (всего более 20). Станции отбора проб были установлены в основном в среднем и нижнем течении рек, где процессы формирования и становления потамофитопланктона как ценоза уже завершились. Материал собирался в основном каждую декаду, реже — ежемесячно.

Методы отбора проб и обработки альгологических материалов, а также перечень руководств, использованных для определения видового состава водорослей, приведены ранее (Охапкин, 1997, 1998).

Доминирующими в сообществах фитопланктона считали виды с численностью или биомассой, большей и равной 10 % от общей численности или биомассы, субдоминирующими — виды с численностью или биомассой, большей или равной 5 % общей численности или биомассы всех видов сообщества.

Результаты и обсуждение

В реках, не затронутых гидростроительством, сукцессия состава массовых видов фитопланктона и, главным образом, продуктивности фитоценозов во многом определяется морфометрическими характеристиками экосистем: длиной, величиной расхода и годового стока, а также степенью антропогенного влияния, в том числе и эвтрофирования.

Изученная нами совокупность водотоков представляет собой систему рек и водохранилищ, различающихся по основным морфометрическим и гидрохимическим показателям. В нее вошли реки как незначительной протяженности (менее 100 км, например, реки Сейма, Ватома, Везлома) и площади водосбора (до 500—600 км^2), так и большие, свыше 600—1000 км дл. и площадью водосбора более 30—50 тыс. км^2 (р. Волга до заполнения Чебоксарского водохранилища, реки Ока, Ветлуга, Сура). По количеству биогенов, определяющих потенциальный уровень продуктивности водотоков, большинство из них необходимо считать эвтрофными, хотя среди них есть как мезотрофные, так и гипертрофные, среднегодовое содержание общего фосфора в которых достигает 200—250 мкг/л (Охапкин, 1997). По величине средней за вегетационный период биомассы фитопланктона состояние рек изменялось от олиготрофного (0.2—0.9 г/м^3, реки Ватома, Санда, Везлома) до гипертрофного (17.34 г/м^3, р. Ока) (Охапкин, 1997). Таким образом, рассмотрен достаточно широкий набор водотоков, различающихся основными абиотическими показателями, определяющими специфику структурной организации и продуктивности планктонных сообществ в разных сочетаниях условий и ресурсов среды.

Наши исследования показали, что для рек небольшой протяженности и содержанием биогенов, характерным для мезотрофно-эвтрофных вод, доминирующие и сопутствующие компоненты фитопланктона сформированы большим числом видов, среди которых руководящими можно считать *Melosira varians*,[1] *Synedra ulna*, различные виды родов *Chlamydomonas*, *Cryptomonas* в сопровождении эвгленовых (*Trachelomonas*, *Euglena*), динофитовых (*Glenodinium*, *Gymnodinium*), шовных диатомовых, реже рафидофитовых. Сезонные изменения состава водорослей выражены нечетко, к осени состав обедняется, летом, как правило, видовое богатство максимально (см. таблицу).

[1] Авторы видов приведены в списке доминирующих видов.

Сукцессия массовых видов фитопланктона при эвтрофировании речных экосистем разного трофического статуса

Трофность $P_{общ.}$, мкг/л	Биомасса, г/м³	Весна	Лето	Осень
		Виды водорослей		
		Малые реки		
Потенциально мезотрофно-эвтрофные, реально-олиготрофные, 40—70	< 1	*Synedra ulna, Synura* sp., *Melosira varians, Cryptomonas reflexa, C. marssonii, C. curvata,* виды *Chlamydomonas, Euglena, Trachelomonas intermedia, T. volvocina, Gonyostomum semen,* виды *Navicula, Pinnularia, Lepocinclis, Dinobryon, Glenodinium*	*Melosira varians, Synedra ulna,* виды *Chlamydomonas, Navicula, Aulacosira granulata, Cryptomonas reflexa, C. curvata, Trachelomonas volvocina, T. planctonica, T. oblonga, T. hispida,* виды *Nitzschia, Pinularia, Amphora, Cymbella, Gyrosigma, Cocconeis, Glenodinium, Chroomonas*	Виды *Chlamydomonas, Navicula, Melosira varians, Synedra ulna, Cryptomonas ovata, C. obovata, C. curvata,* виды *Glenodinium, Navicula, Fragilaria, Cymbella, Nitzschia, Trachelomonas, Cocconeis*
Потенциально гипертрофные, реально-олиготрофно-мезотрофные, 150	> 1	*Stephanodiscus hantzschii, S. minutulus, Cyclostephanos dubius, Melosira varians, Synedra ulna,* виды *Navicula, Cryptomonas, Chlamydomonas, Euglena*	*Melosira varians, Cyclostephanos dubius, Stephanodiscus hantzschii, S. invisitatus, Synedra ulna, Cyclotella meneghiniana,* виды *Navicula, Cocconeis*	*Melosira varians, Cyclostephanos dubius, Synedra ulna,* виды *Navicula, Pinnularia*
		Средние реки		
Потенциально мезотрофно-эвтрофные, реально-олиготрофные, 40—80	< 1	*Thorakomonas irregularis, Melosira varians, Synedra ulna* et var. *danica,* виды *Navicula, Pinnularia, Nitzschia, Cryptomonas, Chlamydomonas, Meridion circulare, Chrysococcus biporus, Stephanodiscus hantzschii*	*Melosira varians,* виды *Stephanodiscus, Navicula, Synedra ulna, Thorakomonas irregularis,* виды *Nitzschia, Cryptomonas, Cyclotella meneghiniana, Gonyostomum semen, Kephyrion incostans, Chrysococcus biporus, Nitzschia acicularis, Scenedesmus acuminatus, S. quadricauda,* виды *Tribonema*	*Melosira varians, Thorakomonas irregularis, Stephanodiscus hantzschii, S. minutulus,* виды *Fragilaria, Tribonema, Trachelomonas, Epithemia, Navicula*
Потенциально эвтрофные, реально-мезотрофные, 60—90*	1—5	*Melosira varians, Thorakomonas irregularis, Aulacosira ambigua, Synedra ulna,* виды *Chlamydomonas, Synura, Navicula, Nitzschia, Cryptomonas, Trachelomonas, Euglena, Mougeotia, Cosmarium, Glenodinium*	*Melosira varians, Gonyostomum semen,* виды *Chlamydomonas, Synedra ulna, Navicula cryptocephala, N. radiosa, Cryptomonas reflexa, C. marssonii,* виды *Nitzschia, Scenedesmus, Trachelomonas, Pandorina morum,* виды *Surirella, Gomphonema, Pinnularia, Phacus, Synura, Glenodinium, Dinobryon*	*Melosira varians, Synedra ulna,* виды *Chlamydomonas, Navicula, Nitzschia, Gomphonema, Cryptomonas, Diatoma vulgaris, Thorakomonas irregularis*

То же**	То же	*Stephanodiscus hantzschii*, виды *Chlamydomonas*, *Chroomonas acuta*, *Chrysococcus biporus*, виды *Glenodinium*, *Gymnodinium*, *Navicula*, *Synedra ulna*	Виды *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*, *Glenodinium*, *Chroomonas acuta*, виды *Stephanodiscus*, *Navicula*, *Cymbella*, *Cyclotella meneghiniana*, *Synedra ulna*	Виды *Chlamydomonas*, *Cryptomonas marssonii*, *Synedra ulna*, *S. acus*, *Chroomonas acuta*, виды *Navicula*, *Cymbella*
Потенциально высокоэвтрофные, реально-эвтрофные, 100—120	5—10	*Stephanodiscus hantzschii*, *S. invisitatus*, *S. minutulus*, *Cyclotella stelligera*, *Synedra ulna*, *Melosira varians*, виды *Nitzschia*, *Cryptomonas*, *Cymbella*, *Chlamydomonas*, *Navicula*, *Pandorina morum*, *Aulacosira ambigua*	*Stephanodiscus hantzschii*, *S. invisitatus*, *S. minutulus*, *Cyclotella meneghiniana*, *C. stelligera*, *Aulacosira ambigua*, *A. granulata*, *Melosira varians*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria agardhii*, *Synedra ulna*, виды *Navicula*, *Glenodinium*, *Chlamydomonas*, *Cocconeis*, *Pediastrum duplex*, *Sceletonema subsalsum*, *Cyclostephanos dubius*, *Microcystis pulverea*, виды *Euglena*	*Stephanodiscus hantzschii*, *S. invisitatus*, *S. minutulus*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Cyclotella meneghiniana*, *Synedra ulna*, *Pediastrum boryanum*, виды *Cryptomonas*, *Euglena*
			Большие реки	
Потенциально мезотрофно-эвтрофные, реально-мезотрофные, 30—60	1—5	*Stephanodiscus hantzschii*, *Thorakomonas irregularis*, *Aulacosira ambigua*, виды *Chlamydomonas*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Cryptomonas*, *Trachelomonas*, *Chrysococcus biporus*	*Melosira varians*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Cyclotella meneghiniana*, *C. stelligera*, *Aulacosira distans*, *A. ambigua*, *Synedra ulna*, виды *Navicula*, *Chlamydomonas*, *Glenodinium*, *Pinnularia*, *Gyrosigma*, *Cymatopleura*, *Cocconeis*, *Fragilaria*, *Cymbella*	*Melosira varians*, *Stephanodiscus hantzschii*, виды *Navicula*, *Nitzschia*, *Chlamydomonas*, *Glenodinium*, *Trachelomonas*, *Chrysococcus biporus*
Потенциально высокоэвтрофные, реально-эвтрофные, 105	5—10	*Stephanodiscus minutulus*, *S. hantzschii*, *S. agassizensis*, *S. invisitatus*, *S. binderanus****, *Aulacosira ambigua*, *A. subarctica*, *A. islandica****, *Cyclotella stelligera*, *Synedra acus*, *S. ulna* et var. *danica*, *Fragilaria crotonensis*, *Diatoma tenuis*, *Dictyosphaerium pulchellum*	*Stephanodiscus hantzschii*, *S. invisitatus*, *S. minutulus*, *Cyclotella meneghiniana*, *C. stelligera*, *Sceletonema subsalsum*, *Aulacosira ambigua*, *A. granulata*, *Cyclostephanos dubius*, *Aphanizomenon flos-aquae****, *Microcystis aeruginosa****, *Pediastrum duplex*, *P. boryanum*, *Coelastrum microporum*, *C. sphaericum*, *Pandorina morum*, виды *Micractinium*, *Scenedesmus*	*Stephanodiscus hantzschii*, *S. invisitatus*, *S. minutulus*, *S. binderanus****, *Cyclotella meneghiniana*, *Aulacosira ambigua*, *A. islandica****, *Cyclostephanos dubius*, *Aphanizomenon flos-aquae****, *Microcystis aeruginosa****, *Asterionella formosa*, *Scenedesmus acuminatus*, *S. quadricauda*, *Pediastrum duplex*, *Dictyosphaerium pulchellum*

Продолжение таблицы

Трофность $P_{общ.}$, мкг/л	Био-масса, г/м³	Весна	Лето	Осень
		Виды водорослей		
Потенциально и реально-гипер-трофные, 200—250	> 10	*Stephanodiscus hantzschii, S. minutulus, S. invisitatus, Cyclotella stelligera, C. meneghiniana, C. atomus, Cyclostephanos dubius, Sceletonema subsalsum, Synedra acus, Aulacosira ambigua, Coelastrum sphaericum*, виды *Chlamydomonas, Synura, Glenodinium*	*Cyclotella meneghiniana, C. stelligera, C. atomus, Stephanodiscus hantzschii, S. invisitatus, S. minutulus, Cyclostephanos dubius, Thalassiosira pseudonana, Sceletonema subsalsum*, виды *Nitzschia, Chlamydomonas, Aulacosira ambigua, Pediastrum boryanum, P. duplex, Coelastrum sphaericum, Scenedesmus acuminatus*, виды *Euglena*	*Stephanodiscus hantzschii, S. invisitatus, S. minutulus, Cyclotella stelligera, C. meneghiniana, C. atomus*, виды *Navicula, Cyclostephanos dubius, Cryptomonas reflexa, Synedra acus, Sceletonema subsalsum*, виды *Synura, Euglena, Glenodinium*

Примечание. * — pH = 6.6—6.7; цветность — 80 градусов, минерализация — 80—90 мг/л; ** — pH = 8.0; цветность — 30, минерализация > 1000 мг/л; *** — влияние частично зарегулированного стока.

Список доминирующих видов

Asterionella formosa Hass.; *Aulacosira ambigua* (Grun.) Sim.; *A. distans* (Ehr.) Sim.; *A. granulata* (Ehr.) Sim.; *A. islandica* (O. Müll.) Sim.; *A. subarctica* (O. Müll.) Haworth; *Cyclotella atomus* Hust.; *C. meneghiniana* Kütz.; *C. stelligera* Cl. et Grun.; *Cyclostephanos dubius* (Frike) Round; *Diatoma tenuis* Ag.; *D. vulgaris* Bory; *Fragilaria crotonensis* Kitt.; *Melosira varians* Ag.; *Meridion circulare* (Greville) C. A. Ag.; *Navicula cryptocephala* Kütz.; *N. radiosa* Kütz.; *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Sm.; *Sceletonema subsalsum* (A. Cl.) Bethge; *Stephanodiscus agassizensis* Hak. et Kling.; *S. binderanus* (Kütz.) Krieg.; *S. hantzschii* Grun.; *S. invisitatus* Hohn et Hellerman; *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller; *Synedra acus* Kütz.; *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr.; *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal; *Thorakomonas irregularis* Korsch.; *Pandorina morum* (O. F. Müll.) Bory; *Coelastrum microporum* Näg.; *C. sphaericum* Näg.; *Dictyosphaerium pulchellum* Wood; *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh.; *P. duplex* Meyen; *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod.; *S. quadricauda* (Turp.) Bréb.; *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs.; *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk.; *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk.; *Oscillatoria agardhii* Gom.; *Chrysococcus biporus* Skuja; *Kephyrion incostans* (Schmid.) Bourr.; *Chroomonas acuta* Uterm.; *Cryptomonas curvata* Ehr.; *C. marssonii* Skuja; *C. obovata* Skuja; *C. ovata* Ehr.; *C. reflexa* (Marsson) Skuja; *Trachelomonas hispida* (Perty) Stein emend. Defl.; *T. intermedia* Dang.; *T. oblonga* Lemm.; *T. planctonica* Swir.; *T. volvocina* Ehr.; *Gonyostomum semen* (Ehr.) Dies.

Увеличение содержания биогенных элементов в воде малых рек (среднегодовая концентрация $P_{общ.}$ до 150 мкг/л, р. Сейма) приводит к возрастанию фитоценотической роли центрических диатомовых водорослей *Stephanodiscus hantzschii*, *S. invisitatus*, *Cyclostephanos dubius* и *Cyclotella meneghiniana* (см. таблицу).

В более крупных реках (длина до 500 км) состав доминирующих и сопутствующих видов фитопланктона сформирован в основном истинно планктонными формами, в большинстве своем космополитами, имеющими оптимум в нейтральных или слабоще-

лочных водах средней минерализации. В реках с содержанием биогенов, характерным для мезотрофно-эвтрофных и эвтрофных вод, со средней или повышенной цветностью (до 80 градусов по платино-кобальтовой шкале), средней минерализацией (80—90 мг/л) весной основу фитоценотической структуры планктона создавали *Thorakomonas irregularis*, *Melosira varians* и *Synedra ulna*, летом состав обогащался рафидофитовыми, центрическими диатомовыми, криптомонадами, хламидомонадами и шовными диатомеями, осенью преобладали почти те же виды, что и весной. При том же содержании биогенных элементов, но в водах повышенной минерализации (более 1000 мг/л, р. Пьяна) в планктонных сообществах возрастало значение *Stephanodiscus hantzschii*, различных хламидомонад, криптомонад (*Chroomonas acuta*, виды рода *Cryptomonas*) и динофитовых (виды рода *Glenodinium*) в сопровождении шовных диатомовых водорослей (см. таблицу).

Дальнейший рост содержания биогенных элементов в воде ($P_{общ.}$ до 100—120 мкг/л, $N_{мин.}$ до 1.3—4.4 мг/л; высокоэвтрофные, гипертрофные реки — Кудьма, Цивиль) приводил к полному господству центрических диатомовых — показателей высокой степени трофии вод (*Stephanodiscus hantzschii*, *S. minutulus*, *S. invisitatus*, *S. incognitus*, *Cyclotella meneghiniana*, *C. stelligera*). С меньшим обилием развивались виды рода *Aulacosira* (*A. ambigua*, *A. granulata*), *Melosira varians*. Летом состав сопутствующих видов обогащался вольвоксовыми (*Chlamydomonas* sp.sp.), динофитовыми (*Glenodinium* sp.sp.), синезелеными (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria agardhii* — в подпертых водохранилищем устьевых участках) и эвгленовыми водорослями (*Euglena viridis*, *E. gracilis*, *E. acus* и др.). Осенью состав ценозообразующих компонентов фитопланктона обеднялся при сохранении ведущего положения диатомовых с сопутствием зеленых, криптофитовых, эвгленовых и синезеленых водорослей.

Сезонная сукцессия состава массовых видов больших рек (длина более 500—1000 км) и тенденции его изменений при эвтрофировании сходны с таковыми в средних по протяженности реках, но в больших реках мезотрофно-эвтрофных по содержанию биогенов ($P_{общ.}$ до 30—60 мкг/л) и мезотрофных по уровню биомассы фитопланктона заметнее становится роль комплекса *Stephanodiscus hantzschii*. С ростом эвтрофирования обилие этого и других видов рода *Stephanodiscus* значительно возрастает, особенно весной и летом. В реках с частично зарегулированным стоком (среднее течение р. Волги в период до создания Чебоксарского водохранилища) в весенних и осенних фитоценозах становятся заметнее вегетации *Stephanodiscus binderanus*, *Aulacosira islandica*, и в летне-осенних — синезеленых (*Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*) (см. таблицу).

В гипертрофных реках (Оке, Клязьме) со среднегодовым содержанием $P_{общ.}$ до 200—250 мкг/л и $N_{мин.}$ до 4.6—4.8 мг/л наряду с комплексом видов рода *Stephanodiscus* летом основу планктонных фитоценозов создают *Cyclotella meneghiniana*, *C. stelligera*, *C. atomus* с более высокой, чем весной, продуктивностью *Sceletonema subsalsum*. Заметных сезонных отличий видового состава доминантов и в этих реках нет, от весны до осени преобладают почти одни и те же водоросли. Характерной особенностью гипертрофного речного планктона являются высокое видовое богатство и обилие хлорококковых водорослей, суммарная биомасса которых может достигать 2—5 г/м^3 и почти полное отсутствие синезеленых, из которых только *Oscillatoria agardhii* может развиваться в заметном количестве (до 1 г/м^3). Весной и осенью с большими численностью и биомассой развиваются некоторые вольвоксовые (*Chlamydomonas* sp.sp.), динофитовые (*Glenodinium* sp.sp.), криптофитовые (*Cryptomonas reflexa*, *C. borealis*) и золотистые (*Synura* sp.sp.) (см. таблицу).

На основе литературных данных по составу речного фитопланктона в период незначительного антропогенного пресса (начало века), когда, по-видимому, большинство рек находилось в олиготрофно-мезотрофном и мезотрофном состоянии, и современных сведений по фитопланктону эвтрофированных водотоков (Weber, Moore, 1967; Swale, 1969; Moore, 1976; Hindák, Durkovičova, 1977; Chiaudani, Marchetti, 1984; Decamps et al., 1984; Descy, Empain, 1984; Edwards, Brooker, 1984; Friedrich, Müller, 1984; Jones, 1984; Kiss, 1984 (1985); Pinter, Backhaus, 1984;

Skulberg, Lillehammer, 1984; Whitton, Crips, 1984; Van Urk, 1984; Saiz, 1985; Simm, 1985; Whallen et al., 1985; Huff, 1986; Descy, 1987; Иванов, 1987; Makarewicz, 1987; Steinberg et al., 1987; Klapwijk, 1988; Silva, 1990; Охапкин, 1994; Охапкин и др., 1997) можно проследить последовательную смену сообществ планктонных водорослей. Олиготрофно-эвтрофная сукцессия речного фитопланктона заключается в смене сообществ Asterionella (formosa, gracillima) — Fragilaria (crotonensis, virescens) — Aulacosira (distans, italica) — Tabellaria (fenestrata, flocculosa) через сообщества Aulacosira (ambigua, italica, granulata) — Melosira varians — Synedra (acus, ulna et var. danica) — Stephanodiscus — Cyclotella к эвтрофным и гипертрофным сообществам Stephanodiscus (hantzschii, minutulus, invisitatus) — Cyclotella (meneghiniana, stelligera, atomus) — Sceletomema subsalsum — Cyclostephanos — Thalassiosira.

Переход речных экосистем от олиготрофно-мезотрофного состояния к мезотрофному, судя по составу доминантных видов фитопланктона, в разных реках Европы произошел, по-видимому, в первой половине 1930-х годов. Первыми на процесс антропогенного эвтрофирования отреагировали незначительные по протяженности реки Англии (например, р. Темза), интенсивно используемые в процессе сельскохозяйственного и промышленного производства (Whitton, 1974; Reynolds, 1988). Немного позднее признаки эвтрофирования стали регистрировать в крупных водотоках Европы, например, в р. Рейн (Friedrich, Müller, 1984), имеющих большую экологическую емкость и буферность экосистем. В р. Волге процесс антропогенного эвтрофирования стал заметен в 1935—1937 гг., когда летом биомасса фитопланктона могла превышать 10 г/м^3 (Охапкин, 1994).

Большая часть крупных водотоков Европы и Америки во второй половине текущего столетия подверглась коренной реконструкции гидростроительством (Авакян и др., 1987), и на процессы сукцессии состава доминирующих видов фитопланктона, связанные с прогрессирующим эвтрофированием (сукцессия эвтрофикации), наложились структурные перестройки, определяемые самим фактором создания водоемов замедленного водообмена — водохранилищ (сукцессия лимногенеза). В большинстве случаев эти 2 процесса (эвтрофирование и зарегулирование стока) протекали параллельно и выделить экологические эффекты каждого из них достаточно сложно. Динамика массовых видов фитопланктона р. Волги в ходе гидростроительства на фоне антропогенного эвтрофирования заключается не только в изменении состава диатомовых, но также и синезеленых водорослей (Волга..., 1978; The River Volga..., 1979; Охапкин, 1994, 1997; Охапкин и др., 1997). Как известно, синезеленые — основной компонент летних и летне-осенних планктонных фитоценозов водохранилищ различных регионов мира (Сиренко, Гавриленко, 1978; Водохранилища..., 1979; Приймаченко, 1981). По-видимому, в незарегулированных больших реках на олиготрофной и олиготрофно-мезотрофной стадии сукцессии состав синезеленых определялся видами рода *Anabaena*, *Microcystis incerta*, *M. aeruginosa*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Gloeocapsa limnetica*, *Coelosphaerium kuetzingianum* и другими видами с незначительной продуктивностью их популяций. При зарегулировании стока и переходе в мезотрофно-эвтрофное и эвтрофное состояние основу планктонных комплексов создают немногие виды синезеленых (*Aphanizomenon, Microcystis*), формирующих летнее «цветение» воды — признак типично эвтрофного трофического статуса водоемов (Паутова, Номоконова, 1994). Особенностью эвтрофирования незатронутых гидростроительством рек является крайне слабая вегетация синезеленых водорослей (0.2—0.4 % средневегетационной биомассы фитопланктона в гипертрофных реках), уступающих преимущество центрическим диатомеям.

Выводы

В условиях r-отбора, характерного для эвтрофированных рек, селективное преимущество получают быстро растущие виды с большим отношением поверхности к объему имеющие незначительные размеры клеток и высокую продуктивность. В

эвтрофных и гипертрофных водотоках, вне зависимости от их протяженности, этим условиям удовлетворяют центрические диатомовые (*Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Cyclostephanos*, *Aulacosira*, *Sceletonema*) и зеленые (хлорококковые) водоросли. Меньшее обилие имеют криптофитовые (*Cryptomonas*, *Chroomonas*), вольвоксовые из зеленых (*Chlamydomonas*), динофитовые (*Gymnodinium*, *Glenodinium*), эвгленовые (*Euglena*, *Trachelomonas*, *Phacus*), реже золотистые (*Synura*, *Chrysococcus*) и рафидофитовые (*Gonyostomum*). Водоросли перечисленных отделов, развиваясь с бентосно-эпифитными диатомовыми, фитоценотически более значимы в реках небольшой протяженности или в верховьях больших рек. В водохранилищах резко возрастает роль *Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, не характерных для рек с естественным гидрологическим режимом.

Олиготрофно-эвтрофная сукцессия фитопланктона, протекающая в больших реках умеренной зоны Европы (так же как и Америки) в текущем столетии, заключается в смене сообществ Asterionella — Fragilaria — Tabellaria — Aulacosira (олиготрофно-мезотрофная стадия) через ценозы Aulacosira — Melosira varians — Synedra — Stephanodiscus — Cyclotella (мезотрофная, мезотрофно-эвтрофная стадия) к сообществам Stephanodiscus hantzschii — Cyclotella — Sceletonema — Cyclostephanos — Thalassiosira (эвтрофная, гипертрофная стадия). При зарегулировании стока крупных рек (например, Волги, Днепра) сукцессия состава синезеленых водорослей проходила от видов *Anabaena*, *Microcystis* (в основном *M. incerta*), *Gomphosphaeria*, *Gloeocapsa*, *Coelosphaerium* на олиготрофной и олиготрофно-мезотрофной стадии к *Aphanizomenon* и *Microcystis aeruginosa* на эвтрофной. Последние 2 вида с 1950-х годов прочно вошли в состав доминантов крупных зарегулированных рек умеренной зоны.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 97-04-49895).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авакян А. Б., Салтанкин В. П., Шарапов В. А. Водохранилища. М., 1987. 325 с.

Водохранилища мира. М., 1979. 287 с.

Волга и ее жизнь. Л., 1978. 352 с.

Иванов А. И. Фитопланктон советского участка Дуная и заливов переднего края его Килийской дельты // Гидробиологические исследования Дуная и придунайских водоемов. Киев, 1987. С. 44—57.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.

Охапкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 48 с.

Охапкин А. Г. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 9. С. 1—13.

Охапкин А. Г., Микульчик И. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти, 1997. 224 с.

Паутова В. Н., Номоконова В. И. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Тольятти, 1994. 188 с.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев, 1981. 278 с.

Сиренко Л. А., Гавриленко М. Я. «Цветение» воды и эвтрофирование. Киев, 1978. 231 с.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990. 184 с.

Трифонова И. С. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер. Дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. СПб., 1994. 77 с.

Chiaudani G., Marchetti R. Po // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 401—436.

Decamps H., Capblancq J., Tourenq J. N. Lot // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 207—235.

Descy J.-P. Phytoplankton composition and dynamics in the river Meuse (Belgium) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1987. Vol. 78. N 2. P. 225—245.

Descy J.-P., Empain A. M. Meise // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford. 1984. P. 1—23.

Edwards R. W., Brooker M. Wye // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 51—62.

Friedrich G., Müller D. Rhine // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 265—315.

Hindák F., Durkovičova O. Das Phytoplankton des Donaunebenarmes bei der Wasserwerksinsel in Bratislava // Biologia (Bratislava). 1977. Vol. 32. N 7. S. 517—531.

Huff D. R. Phytoplankton communities in Navigation Pool No. 7 of the Upper Mississippi River // Hydrobiologia. 1986. Vol. 136. P. 47—56.

Jones F. H. The dynamics of suspended algae populations in the Lower Wye catchment // Water Res. 1984. Vol. 18. N 1. P. 25—35.

Kiss K. T. Changes of trophity conditions in the River Danube at God // Ann. Univ. Sci. (Budapest) Sec. biol. 1984 (1985). Vol. 24—26. P. 47—59.

Klapwijk S. P. Biological assessment of the water quality in South-Holland (The Netherlands) // Int. Revue ges. Hydrobiol. 1988. Bd 73. N 5. P. 481—509.

Makarewicz J. C. Phytoplankton composition, abudance, and distribution: nearshore Lake Ontario and Oswego RIver and Harbor // J. Great Lakes Res. 1987. Vol. 13. N 1. P. 56—64.

Moore J. W. Seasonal succession of algae in rivers. I. Examples from the Avon, a large slow-flowing river // J. Phycol. 1976. Vol. 12. N 3. P. 342—349.

Paerl H. W. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters // Limnol. Oceanogr. 1988. Vol. 33. N 4. Pt 2. P. 823—847.

Pinter J., Backhaus D. Neckar // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 317—344.

Reynolds C. S. The ecology of freshwater phytoplankton. London etc., 1984. 384 p.

Reynolds C. S. Potamophytoplankton: paradigms, paradoxes, prognoses // Algae and Aquatic Environment. Ed. F. E. Round. Bristol, 1988. P. 285—311.

Saiz D. Das Phytoplankton des Österreichischen Donauabschnittes unter dem einfluss der Wasserbauten // Die Auswirnung der Wasserbaulichen Maβnahmen und der Belastung auf das Plankton und das Benthos der Donau. Sofia, 1985. S. 46—62.

Silva M. M. C. Some notes about the phytoplanktonic community in river Lima // Publ. Inst. zool. 1990. N 222. P. 1—21.

Simm A. T. The phytoseston of the Vistula River between Gora Kalwaria and Nowy Dwor Mazowiecki in 1982 // Ecol. pol. 1985. Vol. 33. N 3. P. 439—453.

Skulberg O. M., Lillehammer A. Glama // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 469—498.

Steinberg C., Heindel B., Tille-Backhaus R., Klee R. Phytoplankton studien an langsamflieβenden Gewassern: Donau und Vils // Arh. Hydrobiol. Suppl. 1987. Vol. 68. N 3/4. S. 437—456.

Swale E. M. F. Phytoplankton of two English rivers // J. Ecol. 1969. Vol. 57. N 1. P. 1—23.

The River Volga and Its Life. Hague-Boston-London, 1979. 350 p.

Van Urk G. Lower Rhine-Meuse // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 437—468.

Weber C. I., Moore D. R. Phytoplankton, seston, and dissolved organic carbon in the Little Miami River at Cincinnati, Ohio // Limnol., Oceanogr. 1967. Vol. 12. N 2. P. 311—318.

Whallen S. C., Leathe S. A., Gregory R. W. Phytoplankton primary production, standing crop and species succession in the Tongue River Reservoir, Montana // Arch. Hydrobiol. 1985. Vol. 104. N 4. P. 493—511.

Whitton B. A. Changes in the British freshwater algae // Systematics Association Special Volume No 6, «The Changing flora and fauna of Britain». Ed. D. L. Hawksworth. Academy Press. London; N. Y., 1974. P. 115—141.

Whitton B. A., Crips D. C. Tees // Ecology of European Rivers. Ed. B. A. Whitton. Oxford, 1984. P. 145—178.

SUMMARY

An analysis of published data and the author's research made for the last twenty years of the composition and ecology of abundant species of plankton algae in eutrophic waterflows of the temperate zone was made. On this ground, a scheme of the dynamics of structure-forming components of algocoenoses under eutrophication and dam regulation of waterflow in river ecosystems is suggested.

УДК 582.333.34 (98) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 4

© И. В. Чернядьева

РЕДКИЕ ВИДЫ ВО ФЛОРЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ (ЗАПАДНО-СИБИРСКАЯ АРКТИКА)

I. V. CZERNYADJEVA. RARE SPECIES IN MOSS FLORA OF THE YAMAL PENINSULA (WEST-SIBERIAN ARCTIC)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 04.10.2001

Флора листостебельных мхов Ямала насчитывает 276 видов, из которых 105 (38 %) известны не более чем из 5 местонахождений и считаются редкими. Бриофлора арктических тундр Ямала включает 16 % редких видов, северных тундр — 15 %, южных тундр — 17 %, Приуральского района — 31 %. 54 редких вида (51.5 %) найдены со спорогонами. Редкие виды Ямала подразделены на 5 групп: редкие в мире (7 видов); виды с дизъюнктивными ареалами (22); виды, находящиеся на границе ареала (17); виды специфических субстратов (43); виды, известные только по литературным данным или мало изученные таксоны (16).
Ключевые слова: листостебельные мхи, редкие виды, п-ов Ямал.

П-ов Ямал занимает северо-западную часть Западно-Сибирской низменности и представляет собой плоскую сильно заозеренную равнину с абсолютными высотами менее 90 м над ур. м. Почвы Ямала сложены песчаными и глинистыми аллювиальными отложениями, для них характерны сильная заболоченность, высокая кислотность и бедность, каменисто-щебнистые выходы отсутствуют. Исключение составляет небольшая территория на самом юго-западе полуострова, граничащая с Приуральским районом. Здесь на поверхность выходят девонские и каменноугольные известняки, распространены карбонатные почвы и встречаются отдельные скалы. П-ов Ямал расположен в тундровой зоне, выделяются подзоны южной гипоарктической, северной гипоарктической и арктической тундр (Жадринская, 1977). Приуральский р-н, который резко отличается от остальной территории в геологическом и ботаническом отношениях, занимает особое положение.

П-ов Ямал оставался до недавнего времени одним из наименее изученных в бриологическом отношении регионов России. В 1990-е годы автором собран здесь обширный материал, обработаны большие геоботанические коллекции, критически изучены материалы, хранящиеся в гербарии Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (БИН), и обобщены данные по листостебельным мхам п-ова Ямал (Чернядьева, 2001). На сегодняшний момент флора мхов п-ова Ямал включает 276 видов. Виды, известные не более чем из 5 местонахождений, отнесены к разряду редких. Всего во флоре листостебельных мхов п-ова Ямал насчитывается 105 редких видов, что составляет 38 % от всей флоры полуострова (табл. 1). Высокий процент редких видов характерен также и для других региональных моховых флор. Так, во флоре листостебельных мхов Чукотки редкие виды составляют 33 % (Афонина, 2000), в Республике Коми — 41 % (Железнова, 1994), в Мурманской обл. — 32 % (Константинова и др., 1991), в Ленинградской обл. — 30 % (личное сообщение Л. Е. Курбатовой), в Эстонии — 34 % (Ingerpuu, Vellak, 1995), на Колымском нагорье — 30 % (Благодатских, 1989). Несколько меньше процент редких видов в Центральной Сибири — 23 %, что, вероятно, связано с более жесткими критериями отбора редких видов (Бардунов, 1999). На территории Европы редкими являются 30 % всех видов мохообразных (Red..., 1997). Таким образом, в региональных флорах листостебельных мхов севера Евразии доля редких видов составляет в среднем 30—40 %.

В бриофлорах процент редких видов значительно выше, чем во флорах сосудистых растений. Так, во флоре сосудистых растений п-ова Ямал редкие виды составляют около 10 % (О. В. Ребристая, личное сообщение). Эту же особенность бриофлор отмечал Л. В. Бардунов (1999) для Центральной Сибири, где редкие виды составляют 8—10 % от флоры сосудистых растений против 23 % во флоре листостебельных мхов.

ТАБЛИЦА 1

Редкие виды листостебельных мхов п-ова Ямал

Виды	Группы	Подзоны	Число находок	Обилие вида	Спороношение
Aloina brevirostris (Hook. et Grev.) Kindb.	Р	СТ, ЮТ	3	+	S+
Amblystegium serpens (Hedw.) B.S.G.	А	ЮТ	2	+	S+
Aongstroemia longipes (Somm.) B.S.G.	Р	ЮТ	1	+	S–
Brachythecium oedipodium (Mitt.) Jaeg.	А	ЮТ, ПУ	3	++	S–
B. udum (Hag.) Hag.	С	АТ, ЮТ, ПУ	4	++	S–
Bryum cf. *archangelicum* Bruch et Schimp.	Л	СТ	5	+	S+
B. arcticum (R. Br.) B.S.G.	Л	АТ	—	—	—
B. axel-blyttii Kaurin ex Philib.	Л	ЮТ	1	+	S+
B. caespiticium Hedw.	Л	ЮТ, ПУ	3	++	S+
B. calophyllum R. Br.	Л	АТ	—	—	—
B. cf. *elegans* Nees ex Brid.	Л	ЮТ	1	+	S–
B. funckii Schwaegr.	Л	ЮТ, ПУ	2	+	S+
B. imbricatum (Schwaegr.) B.S.G.	Л	АТ, ЮТ	4	+	S+
B. labradorense Philib.	Л	АТ	1	—	—
B. pallens (Brid.) Sw. ex Roehl.	Л	АТ, СТ	—	—	—
B. pallescens Schleich. ex Schaegr.	Л	СТ, ЮТ	4	+	S+
B. purpurascens (R. Br.) B.S.G.	Л	АТ	1	—	—
B. wrightii Sull. et Lesq.	Л	АТ	—	—	—
Campylium chrysophyllum (Brid.) Lange	С	СТ, ПУ	4	+	S–
C. hispidulum (Brid.) Mitt.	А	ЮТ, ПУ	4	+	S+
C. longicuspis (Lindb. et H. Arnell) Hedenaes	РР	ПУ	1	++	S–
Catascopium nigritum (Hedw.) Brid.	Р	ПУ	2	+	S+
Cnestrum alpestre (Wahlenb.) Nyh. et Mogensen	С	СТ, ПУ	4	+	S+
Ctenidium molluscum (Hedw.) Mitt.	С	ПУ	3	+	S–
C. procerrimum (Molendo) Lindb.	С	ПУ	4	+	S–
Cynodontium tenellum (B.S.G.) Limpr.	С	ЮТ, ПУ	3	++	S+
Dichelyma falcatum (Hedw.) Myrin	А	ЮТ	5	++	S+
Dicranella grevilleana (Brid.) Schimp.	Р	СТ, ПУ	4	++	S+
D. humilis Ruthe	Р	ЮТ	1	+	S+
D. riparia (Lindb. ex H. Lindb.) Mart. et Nyh.	РР	ЮТ	1	+	S+
D. rufescens (Dicks.) Schimp.	Р	СТ	1	+	S+
D. schreberiana (Hedw.) Crum et Anderson	Р	СТ, ЮТ	5	++	S+
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb.	С	ПУ	1	++	S+
Dicranum leioneuron Kindb.	Р	ЮТ, ПУ	4	++	S–
D. polysetum Sw.	А	ЮТ	1	++	S–
Didymodon rigidulus var. *icmadophyllus* (Schimp. ex C. Muell.) Zander	С	ПУ	1	+	S–
Discelium nudum (Dicks.) Brid.	Р	ЮТ	1	+	S+
Distichium hagenii Ryan ex Philib.	Р	СТ, ЮТ	2	+	S+
D. inclinatum (Hedw.) B.S.G.	С	СТ, ПУ	4	+	S+
Ditrichum crispatissimum (C. Muell.) Par.	РР	ПУ	1	++	S–
Drepanocladus brevofolius (Lindb.) Warnst.	С	АТ, ЮТ	3	++	S–
Encalypta affinis Hedw. f.	С	ПУ	1	+	S+
E. alpina Sm.	С	АТ, ПУ	3	+	S+
E. brevicollis (B.S.G.) Bruch ex Aongstr.	С	СТ, ПУ	5	+	S+
E. mutica Hag.	РР	ПУ	2	+	S+
E. procera Bruch	С	ПУ	2	+	S+

Виды	Группы	Подзоны	Число находок	Обилие вида	Спороношение
Fissidens arcticus Bryhn	РР	СТ, ЮТ	2	+	S+
F. osmundoides Hedw.	А	ПУ	4	+	S−
F. viridulus (Sw.) Wahlenb.	Р	СТ	1	+	S+
Funaria arctica (Berggr.) Kindb.	Л	АТ	1	+	S+
Grimmia affinis Hornsch.	С	ПУ	1	+	S+
Helodium blandowii (Web. et Mohr) Warnst.	С	ЮТ	3	+	S+
Hygrohypnum alpestre (Hedw.) Loeske	С	ПУ	2	++	S+
H. cochlearifolium (Venturi ex De Not.) Broth.	С	ПУ	1	+	S+
H. duriusculum (De Not.) Jamieson	С	ПУ	1	+	S+
H. luridum (Hedw.) Jenn	С	АТ, ПУ	2	++	S+
H. ochraceum (Turn. ex Wils.) Loeske	С	ПУ	1	++	S−
Hypnum recurvatum (Lindb. et H. Arnell) Kindb.	С	ПУ	5	+	S+
H. revolutum (Mitt.) Lindb.	С	СТ	3	+	S+
H. vaucheri Lesq.	С	ПУ	4	++	S−
Isopterygiopsis muelleriana (Schimp.) Iwats.	Р	ПУ	3	+	S−
Leskea polycarpa Hedw.	А	ЮТ	2	+	S+
Mnium ambiguum H. Muell.	С	АТ, ПУ	2	+	S−
M. thomsonii Schimp.	С	ПУ	2	++	S−
Molendoa tenuinervis Limpr.	РР	ПУ	1	+	S−
Myurella tenerrima (Brid.) Lindb.	С	АТ, ПУ	3	+	S−
Neckera pennata Hedw. var. *tenera* C. Muell.	С	ПУ	1	+	S−
Oncophorus compactus (B.S.G.) Schljakov	Р	АТ, ПУ	4	++	S+
Orthothecium intricatum (Hartm.) B.S.G.	С	ПУ	2	+	S−
O. strictum Lorentz	С	ПУ	3	+	S−
Orthotrichum alpestre Hornsch.	С	ПУ	3	+	S+
O. anomalum Hedw.	А	ПУ	1	+	S+
O. speciosum Nees	А	ЮТ	1	+	S+
Plagiomnium rostratum (Schrad.) T. Kop.	А	СТ, ПУ	4	+	S−
Plagiothecium laetum Schimp.	А	ЮТ	1	++	S−
Platydictya jungermannioides (Brid.) Crum	С	ПУ	3	+	S−
P. subtilis (Hedw.) Crum	А	СТ	2	+	S+
Pohlia beringiensis Shaw	РР	АТ, ЮТ	2	+	S−
P. elongata var. *greenii* (Brid.) Shaw	Р	АТ, СТ	3	+	S+
P. sphagnicola (B.S.G.) Lindb. et H. Arnell	Л	АТ	1	—	—
Polytrichastrum norvegicum (Hedw.) Schljakov	Р	СТ, ЮТ	2	+	S+
Pseudocalliergon trifarium (Web. et Mohr) Loeske	Р	ПУ	1	+	S−
P. turgescens (T. Jens.) Loeske	Р	АТ, ПУ	3	+	S−
Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyholm	С	ПУ	2	++	S−
P. papillosa (Lindb.) Kindb.	Р	ПУ	1	+	S−
P. tectorum (Funck ex Brid.) Kindb.	С	ПУ	1	++	S−
Rhytidiadelphus triquetrus (Hedw.) Warnst.	А	ЮТ, ПУ	4	++	S−
Schistidium rivulare (Brid.) Podp.	С	ПУ	3	++	S+
Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr.	С	ПУ	1	+	S−

Виды	Группы	Подзоны	Число находок	Обилие вида	Спороношение
Sphagnum jensenii H. Lindb.	Л	АТ	1	—	S−
S. orientale L. Savicz	А	АТ, СТ, ПУ	3	+	S−
S. platyphyllum (Lindb. ex Breithw.) Sull. ex Warnst.	А	ЮТ	2	+	S−
Splachnum vasculosum Hedw.	Р	ПУ	3	++	S+
Stegonia latifolia (Schwaegr.) Venturi ex Broth.	С	ЮТ, ПУ	2	+	S+
S. pilifera (Brid.) Crum et Anderson	С	ПУ	1	+	S+
Syntrichia norvegica Web.	С	ПУ	1	++	S−
Tetraplodon angustatus (Hedw.) B.S.G.	А	ЮТ	1	++	S+
Thuidium philibertii Limpr.	А	ПУ	2	++	S−
Timmia bavarica Hessl.	С	ПУ	1	++	S−
Tortella tortuosa (Hedw.) Limpr.	С	ПУ	4	++	S−
Tortula mucronifolia Schwaegr.	С	СТ, ЮТ	3	+	S+
Trichostomum crispulum Bruch	Р	ПУ	1	+	S−
Warnstorfia trichophylla (Warnst.) Tuom. et T. Kop.	Р	ЮТ	3	+	S−
W. tundrae (H. Arnell) Loeske	Р	ЮТ, ПУ	3	++	S−

Примечание. Обилие вида: «+» — менее 50 особей, виды произрастают в примеси, отдельными особями или образуют маленькие дернинки; «++» — более 50 особей, виды образуют чистые или смешанные дернины или коврики; «—» — отсутствие данных. Группы: виды РР — очень редкие, Р — с дизъюнктивными ареалами, А — находящиеся на границе ареала, С — специфических местообитаний, Л — известные только по литературным данным или слабо изученные. Подзоны: А — арктическая, СТ — северная гипоарктическая, ЮТ — южная гипоарктическая, ПУ — Приуральский р-н. Спороношение: «S−» — не отмечено, «S+» — имеется.

Высокий процент редких видов в бриофлорах, скорее всего, объясняется большим числом видов с дизъюнктивными ареалами, мелкими размерами мхов, что приводит к частому пропуску при сборах, а также более низким уровнем (по сравнению с сосудистыми растениями) обследованности территории.

Более трети всех редких видов (37 видов или 33 % от флоры редких видов) известны на п-ове Ямал только из одного местонахождения. В других региональных флорах процент единично собранных видов примерно такой же. Так, на Чукотке таких видов 52 или 35 % от флоры редких видов (Афонина, 2000), в Центральной Сибири — 43 (40 %) (Бардунов, 1999), в Республике Коми — 69 (40 %) (Железнова, 1994).

Краткий период истории исследования, степень и характер изученности флоры мхов п-ова Ямал затрудняют дать оценку степени угрожаемого состояния видов, выраженную в новых категориях IUCN (Hallingbaeck et al., 1998). Поскольку данные о сокращении популяций видов, а также об исчезновении видов из состава флоры отсутствуют, большинство категорий не применимы в условиях полуострова. Представляется целесообразным подразделить редкие виды п-ова Ямал на 5 групп.

К 1-й группе относятся 7 очень редких в мире видов (РР), имеющих на территории России единичные нахождения. Это *Campylium longicuspis* (в России собранный также в низовьях Енисея и на Чукотке); *Dicranella riparia*, помимо п-ова Ямал, известная в России только из Ленинградской обл.; *Ditrichum crispatissimum*, выделенный из *D. flexicaule* (Schwaegr.) Hampe, в России приводится также для Чукотки; *Encalypta mutica*, зарегистрированная также на Кольском п-ове, о-в Врангель и Чукотке; *Fissidens arcticus*, кроме п-ова Ямал, в России отмеченный на Таймыре; *Molendoa tenuinervis*, в России известен также с низовьев р. Колымы; *Pohlia beringiensis*, в России имеются отдельные находки в азиатской Арктике и горах Южной

ТАБЛИЦА 2

Сравнение спектров крупнейших семейств редких видов и всей флоры листостебельных мхов п-ова Ямал

Семейства	Бриофлора п-ова Ямал		Редкие виды		Доля редких видов в отдельных семействах, %
	место во флоре	число видов	место во флоре	число видов	
Amblystegiaceae	1	38	1	17	45
Bryaceae	2	33	2	16	48
Dicranaceae	3	30	3	12	40
Sphagnaceae	4	27	*8—12*	3	11
Hypnaceae	5	19	5	8	47
Mniaceae	6	16	*8—12*	3	18
Pottiaceae	7	14	4	9	64
Encalyptaceae	*10—11*	6	6	5	83
Leskeaceae	*15—19*	4	7	4	100

Примечание. Цифрами курсивом отмечены семейства, не являющиеся крупнейшими.

Сибири. Распространение этих видов в России дается по ряду литературных источников (Абрамова, Степанова, 1986; Afonina, Czernyadjeva, 1998; Чернядьева, 1999а, б, 2000; Афонина, 2000).

2-ю группу составляют 22 редких вида с дизъюнктивными ареалами (Р), изредка встречающиеся на территории России: *Aloina brevirostris*, *Aongstroemia longipes*, *Dicranella humilis*, *D. rufescens* и др. (табл. 1).

3-ю группу представляют 17 видов, находящихся на границе ареала (А) (табл. 1). Азиатско-американский вид *Sphagnum orientale* найден на западном пределе своего распространения. Остальные 16 являются бореальными видами, как правило, широко распространенными в лесах и на болотах бореальной зоны. На п-ове Ямал проходит северная граница их распространения в Западной Сибири. 6 видов (*Amblystegium serpens*, *Dichelyma falcatum*, *Dicranum polysetum*, *Leskea polycarpa*, *Orthotrichum speciosum*, *Plagiothecium laetum*) собраны только на самом юге полуострова на границе с зоной лесотундры. Остальные встречаются в более северных пунктах южной гипоарктической тундры и Приуральского р-на (*Campylium hispidulum*, *Fissidens osmundoides*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sphagnum platyphyllum* и др.), а *Plagiomnium rostratum* и *Platydictya subtilis* доходят до северной гипоарктической тундры (табл. 1).

Самую многочисленную группу образуют 42 вида, приуроченные к специфическим местообитаниям (С), мало распространенным на п-ове Ямал (каменистые выходы, карбонатные почвы или почвы с основной реакцией, камни по берегам горных ручьев). 27 из них отмечены только в Приуральском р-не, где распространены данные субстраты (*Ctenidium molluscum*, *C. procerrimum*, *Encalypta affinis*, *E. procera*, *Grimmia affinis*, *Tortella tortuosa* и др. (табл. 1)). 15 видов встречаются в различных подзонах полуострова (*Cnestrum alpestre*, *Cynodontium tenellum*, *Encalypta alpina*, *E. brevicollis*, *Myurella tenerrima* и др. (табл. 1)).

В последнюю группу входят 16 видов (Л), которые известны для п-ова Ямал только по литературным данным (*Bryum arcticum*, *B. calophyllum*, *B. pallens*, *B. purpurascens*, *B. wrightii*, *Funaria arctica*, *Pohlia sphagnicola*, *Sphagnum jensenii*) или являются слабо изученными на полуострове (*Bryum archangelicum*, *B. axel-blyttii*, *B. caespiticium*, *B. elegans*, *B. funckii*, *B. imbricatum*, *B. labradorense*, *B. pallescens*).

Редкие виды мхов п-ова Ямал разнообразны в таксономическом отношении. Они принадлежат к 27 семействам (из 33, отмеченных на полуострове) и 41 роду (из 97 для всего полуострова). Наиболее крупные семейства представлены в табл. 2. Семейства *Amblystegiaceae*, *Bryaceae* и *Dicranaceae*, наиболее богатые на п-ове Ямал, содержат и наибольшее число редких видов. Семейства *Sphagnaceae* и *Mniaceae*,

ТАБЛИЦА 3

Распределение числа редких видов листостебельных мхов по территории п-ова Ямал

Число	П-ов Ямал	АТ	СТ	ЮТ	ПУ
Видов всего	276	133	163	194	213
Редких видов	104(38)*	21(16)	20(13)	33(17)	65(31)
Редких видов, встреченных только в данной подзоне	—	7	5	13	42

Примечание. * В скобках — доля редких видов, %. Обозначения подзон те же, что и в табл. 1.

входящие в число 7 крупнейших семейств, включают мало редких видов. В сем. *Pottiaceae* больше половины видов редкие, а в сем. *Encalyptaceae* 5 видов из 6 являются редкими. Только редкими видами представлены семейства *Disceliaceae*, *Fontinaliaceae*, *Helodiaceae*, *Leskeaceae*, *Neckeraceae*, *Orthotrichaceae*. Почти все крупные во флоре мхов п-ова Ямал роды (*Sphagnum*, *Pohlia*, *Dicranum*, *Brachythecium*) имеют в своем составе мало редких видов. Эту же особенность отмечал для флоры Центральной Сибири Л. В. Бардунов (1999). Исключение на п-ове Ямал составляет род *Bryum*, в котором из 19 выявленных здесь видов 13 являются редкими, что частично можно объяснить недостаточной изученностью этого рода на исследуемой территории. Большое число редких видов имеют в своем составе роды *Dicranella* (5 редких видов), *Encalypta* (5), *Hygrohypnum* (5). Таким образом, редкие виды играют существенную роль в характеристике флоры мхов и ее репрезентативности.

Закономерность распределения редких видов по территории полуострова показана в табл. 3. В арктической, северной и южной гипоарктической тундре процент редких видов примерно одинаков и равен 16, 13 и 17 % соответственно.

Существенно выше процент редких видов во флоре Приуральского р-на — 31 %, что связано с наличием здесь скальных выходов и карбонатных почв, к которым приурочены многие виды. Большинство редких видов (67 %) приурочены к одной подзоне. 33 вида встречены в 2 подзонах и только 2 вида (*Sphagnum orientale*, *Brachythecium udum*) собраны единично в 3 подзонах.

Важным показателем состояния популяции является процент зрелых, спороносящих особей. На п-ове Ямал со спорогонами отмечено 54 редких мхов (51.5 % от всех редких видов). Однако в бриофлоре п-ова Ямал в целом спороносят 53 % ее представителей, т. е. редкость видов не связана с их репродуктивной стратегией. В других регионах наблюдается более низкая частота спороношения среди редких видов. Так, на Чукотке спороносят 28 % редких видов против 38 % во всей флоре (Афонина, 2000). Во флоре печеночников Мурманской обл. спороносят только 11.9 % редких видов (против 31 % во всей флоре). Таким образом, причиной редкости видов мхов на п-ове Ямал не может являться понижение способности этих видов к половому размножению, что отмечает Н. А. Константинова (2000) для редких печеночников Мурманской обл.

Анализ распределения редких видов мхов п-ова Ямал по основным типам местообитаний показывает, что по богатству редкими видами 1-е место занимают местообитания с несформированным растительным покровом. На обнаженной почве оползней, береговых откосов, на обочинах дорог, на пятнах обнаженного грунта и в трещинах тундровых сообществ собрано 28 редких видов мхов. Большинство из них представляют собой пионерные виды или виды обнаженной почвы с дизъюнктивными ареалами (группа Р) (*Distichium hagenii*, *D. inclinatum*, *Dicranella grevilleana*, *D. rufescens*, *D. schreberiana*, *Fissidens viridulus*, *Discelium nudum* и др.). Здесь же зафиксированы 12 видов рода *Bryum*, известных по литературным данным (группа Л). На

суглинистых пятнах голого грунта в тундрах собраны ксерофильный мох *Aloina brevirostris* и редкие в мире (группа РР) высокоарктические *Fissidens arcticus*, *Campylium longicuspis*, а на обнаженном песчаном пятне в нивальном сообществе — редкий в мире *Dicranella riparia*.

С выходами горных пород связано распространение 32 редких видов, большинство из них (24) собраны на обнаженной почве или мелкоземе в расщелинах скал, между камней каменистых россыпей и на камнях со слоем почвы. В основном это мхи специфических местообитаний, спорадически распространенные на территории России (группа С): кальцефильные мхи *Ctenidium molluscum*, *C. procerrimum*, *Hypnum recurvatum*, *Orthothecium intricatum*, *O. strictum* и др., мхи каменистых субстратов *Tortella tortuosa*, *Dicranoweisia crispula*, *Cnestrum alpestre*, виды рода *Encalypta*. Именно с этим типом местообитаний связано произрастание очень редких видов (группа РР) *Encalypta mutica*, *Ditrichum crispatissimum*, *Isopterygiopsis muelleriana*, *Molendoa tenuinervis*. На обнаженной поверхности камней и скал зарегистрировано 8 видов. К типичным эпилитам можно отнести *Grimmia affinis*, *Orthotrichum alpestre*, *Pseudoleskeella tectorum*, *Trichostomum crispulum*.

По берегам ручьев и озер собрано 7 редких видов, 5 из них (*Schistidium rivulare*, *Hygrohypnum alpestre*, *H. cochlearifolium*, *H. duriusculum*, *H. ochraceum*) найдены только в Приуральском р-не на камнях в горных ручьях и относятся к группе видов специфических местообитаний (С). Типичным гигрофитом является *Warnstorfia tundrae*.

В сообществах со сформированным растительным покровом произрастает 38 редких видов, при этом в зональных сообществах (тундрах и тундровых болотах) — только 17 видов. В напочвенном покрове тундр изредка встречаются *Dicranum leioneuron*, *Oncophorus compactus*, *Drepanocladus brevifolius*. Последний является обычным на Таймыре и Чукотке, его редкость на п-ове Ямал можно объяснить приуроченностью к основным субстратам. В тундрах найдены типичные бореальные мхи (группа А) *Plagiomnium rostratum*, *Platydictya subtilis*, *Plagiothecium laetum*, *Splachnum vasculosum*, *Tetraplodon angustatus*. Интересно нахождение среди моховой дернины в дриадово-ивковой тундре и на олуговевшем склоне редкого азиатско-американского вида *Pohlia beringiensis*, который обычно произрастает на обнаженном субстрате. На п-ове Ямал проходит западная граница его распространения. На болотах отмечены 3 бореальных вида рода *Sphagnum* (группа А): *S. jensenil*, *S. orientale*, *S. platyphyllum*, а также гигрофильные мхи, предпочитающие почвы с основной реакцией (группа С) — *Pseudocalliergon turgescens*, *P. trifarium*, *Scorpidium scorpioides*.

В азональных растительных сообществах собрано 22 редких вида. На разнотравных склонах зафиксированы виды с дизъюнктивным ареалом (группа Р): *Polytrichastrum norvegicum*, *Pohlia elongata* var. *greenii*, и виды, тяготеющие к основным субстратам (группа С), — *Platydictya jungermannioides*, *Brachythecium udum*, *Hypnum bambergeri*, *H. revolutum*. В нивальных сообществах отмечены типичные бореалы из группы А: *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Fissidens osmundoides*, редкие в России (группа Р) — *Aongstroemia longipes*, *Catascopium nigritum*. В напочвенном покрове ивняков и ольховников найдены типичный доминант зеленомошных лесов *Dicranum polysetum* и обычный в лесной зоне *Brachythecium oedipodium* (оба вида из группы А), а также кальцефилы *Mnium thomsonii*, *Helodium blandowii* (группа С). На гнилой древесине и в нижней части стволов произрастают виды, проникающие в арктические районы из бореальной зоны, где они являются типичными эпиксилами и эпифитами (группа А). В тундрах они приурочены к сообществам крупных кустарников, где находят подходящие для себя субстраты. Это *Amblystegium serpens*, *Campylium hispidulum*, *Leskea polycarpa*, *Plagiothecium laetum*, *Orthotrichum speciosum*.

Таким образом, большинство редких видов (64 %) произрастает в местообитаниях с несформированным растительным покровом, т. е. в местах, где ослаблена или отсутствует конкуренция со стороны доминирующих видов. Эта особенность экологической приуроченности редких видов отмечалась многими исследователями (Кан-

нукене, 1989; Бардунов, 1999; Афонина, 2000; Константинова, 2000). К зональным растительным сообществам приурочено только 15 % редких видов, к азональным растительным комплексам — 21 %.

Важным природоохранным мероприятием является включение видов в «Красные книги» различных рангов. В «Красную книгу Ямало-Ненецкого автономного округа» (1997) включено 11 мхов (*Buxbaumia aphylla*, *Catascopium nigritum*, *Encalypta brevicollis*, *E. ciliata*, *Distichium hagenii*, *Meesia uliginosa*, *Cyrtomnium hymenophyllum*, *Dichelyma falcatum*, *Discelium nudum*, *Pterigynandrum filiforme* Hedw., *Platydictya subtilis*). Подбор видов в этом списке представляется случайным, наиболее редкие и интересные виды отсутствуют. Включение *Meesia uliginosa* не вполне оправдано, она спорадически встречается на всей территории п-ова Ямал. Указание *Pterigynandrum filiforme* является явно ошибочным, этот вид отсутствует в бриофлоре п-ова Ямал.

10 редких видов бриофлоры п-ова Ямал включены в «Красную книгу Европейских бриофитов» (Red..., 1997), в которой выделяются 7 категорий редких видов: исчезнувшие (Ex), подвергающиеся опасности (E), уязвимые (V), редкие (R), неясного распространения (K), редкие в отдельных регионах (RT), неясные в таксономическом отношении (T). Из ямальских видов к категории V относятся *Campylium longicuspis*, *Distichium hagenii*, *Fissidens arcticus*: к категории R — *Bryum axel-blyttii*, *B. calophyllum*, *B. wrightii*, *Dicranella humilis*, *Funaria arctica*; к категории K — *Drepanocladus brevifolius*, *Encalypta mutica*. Вместе с тем следует отметить, что 8 видов, не являющиеся редкими на п-ове Ямал, включены в «Красную книгу Европейских бриофитов» (Red..., 1997). Это *Hamatocaulis lapponicus*, *Tetraplodon urceolatus* (категория V), *Cinclidium latifolium*, *Hypnum plicatulum*, *Meesia longiseta*, *Plagiothecium berrgrenianum* (R), *Hamatocaulis vernicosus*, *Pohlia atropurpurea* (K).

Вопрос об охране отдельных видов мхов п-ова Ямал пока не стоит, поскольку сохранение бриофитов возможно только в фитоценозах, в состав которых они входят. Этот факт неоднократно подчеркивался различными авторами (Дружинина, 1989; Железнова, 1994; Бардунов, 1999; Константинова, 2000). Применительно к мохообразным речь может идти только об охране отдельных территорий, и одной из задач исследователя является выявление мест концентрации редких видов. На п-ове Ямал такой территорией является самая юго-западная часть полуострова на границе с Приуральским р-ном (окр. оз. Юнто), где сосредоточено более половины всех редких видов. Локальная бриофлора этого участка является одной из самых богатых на севере России (Чернядьева, 2001). На сегодняшний момент на п-ове Ямал инфраструктура охраняемых территорий практически не развита, несмотря на интенсивное освоение полуострова в связи с разработками газовых месторождений и прокладкой дорог. Резкое увеличение антропогенного прессинга, которому подвергается территория полуострова, может привести к исчезновению многих видов, редких не только на п-ове Ямал, но и во всем мире. Таким образом, для сохранения природных комплексов п-ова Ямал и поддержания существующего уровня биоразнообразия необходимо создание сети охраняемых территорий различного статуса: заповедников, заказников, памятников природы и т. д.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность О. М. Афониной и А. Д. Потемкину за ценные замечания и советы. Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49827).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Степанова Н. А. К флоре мхов нижнего течения р. Колымы // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 208—214.

Афонина О. М. Бриофлора Чукотки. Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2000. 385 с.

Благодатских Л. С. Редкие виды листостебельных и печеночных мхов Колымского нагорья // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 43—48.

Бардунов Л. В. О редких видах во флоре листостебельных мхов Центральной Сибири // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 2. С. 73—78.

Дружинина О. А. Особенности ведения «Красной книги СССР» по разделу «Мохообразные» // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 99—105.

Жадринская Н. Г. Растительный покров // Ямало-Гыданская обл. Л., 1977. С. 168—172.

Железнова Г. В. Флора листостебельных мхов Европейского северо-востока. СПб., 1994. 148 с.

Каннукене Л. Р. Редкие виды листостебельных мхов Эстонской ССР // Проблемы бриологии в СССР. Л., 1989. С. 119—126.

Константинова Н. А. Редкие печеночники (*Hepaticae*) Мурманской области и подходы к их охране // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 10. С. 122—135.

Константинова Н. А., Белкина О. А., Лихачев А. Ю. Редкие мохообразные и их охрана в Мурманской области // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы (мат. конф., Львов, 10—12 сентября 1991 г.). Львов, 1991. С. 107—112.

Красная книга Ямало-Ненецкого автономного округа. Екатеринбург, 1997.

Чернядьева И. В. Новая находка *Dicranella riparia* (H. Lindb.) Mart. et Nyh. (*Dicranaceae*, *Musci*) в России // Arctoa. 1999а. Т. 8. С. 71—72.

Чернядьева И. В. О распространении видов *Pohlia* (*Bryaceae*, *Musci*) с выводковыми почками в России // Arctoa. 1999б. Т. 8. С. 51—56.

Чернядьева И. В. *Fissidens arcticus* Bryhn в России // Arctoa. 2000. Т. 9. С. 25—28.

Чернядьева И. В. Флора листостебельных мхов полуострова Ямал // Arctoa. 2001. Т. 10. С. 120—141.

Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. New records of *Encalypta mutica* Hag. (*Encalyptaceae*, *Musci*) in Russia // Lindbergia. 1998. Vol. 23. N 2. P. 107—109.

Hallingbaeck T., Hodgetts N., Raeymaekers G. et al. Guidelines for application of the revised IUCN threat categories to bryophytes // Lindbergia. 1998. Vol. 23. P. 6—12.

Ingerpuu N., Vellak K. The distribution and some ecological characteristics of Estonian rare bryophytes // Arctoa. 1995. Vol. 5. P. 143—148.

Red data book of European bryophytes. Trondheim, 1997. 291 p.

SUMMARY

The moss flora of Yamal Peninsula comprises 276 species, 105 of them being known from 5 or fewer localities and considered as rare (38 % of the moss flora of Yamal). The moss flora of Yamal arctic tundras includes 16 % rare species, that of the north tundras — 15 %, of the south tundras — 17 %, of Cis-Uralian region — 31 %. 54 species of the rare mosses (51.5 %) were found with sporophytes. The rare mosses were subdivided into 5 groups: species rare worldwide (PP) — 7 species; species with disjunctive ranges (P) — 22; species found on the boundary of their ranges (A) — 17; species of specific substrates (C) — 43; species known only from literature or poorly investigated taxa (Л) — 16. Characters to mark species in the list of rare mosses are as follows: 1 — group, 2 — species occurrence in subzones of Yamal (AT — arctic tundras, CT — northern tundras, ЮТ — southern tundras, ПУ — Cis-Uralian region), 3 — number of localities, 4 — abundance of species (+ — under 50 individuals, ++ — over 50 individuals), 5 — sporophyte presence (S+) or absence (S–).

Conservation of the rare mosses of Yamal Peninsula is inadequate at present.

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM OF *ROSACEAE* 11. *ROSOIDEAE*: *ALCHEMILLA*, *APHANES*, AND *POTANINIA*

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 11. *ROSOIDEAE*: *ALCHEMILLA*, *APHANES* И *POTANINIA*

Lomonosov Moscow State University, Dep. of Biology
119899 Moscow, Vorobyevy Gory
e-mail:timonin@herba.msu.ru
Received 28.03.2000

The bark of *Aphanes* is extremely poor in taxonomic characters though it shares some features with that in *Alchemilla* species. Both bark architecture and its histology in *Alchemilla* and *Potaninia* radically differ from each other and this prevent from combining the genera into one tribe. *Alchemilla* is basically dissimilar to members of both *Potentilleae* and *Sanguisorbeae* tribes in constructions of its cortex and secondary phloem. The multiple periderms in the rhizome and origin of the first phellogen at different sites in above-ground shoots and rhizome of the same *Alchemilla* plant both make the genus unique in rosoid herbs and confirm segregating it into a special tribe *Alchemilleae* (Hegi, 1995). The bark syndrome in *Potaninia* causes it to be excluded from all recognised tribes of subfamily *Rosoideae* and substantiates arranging separate tribe *Potanineae* (Takhtajan, 1997).
Key words: cortex, secondary phloem, *Rosaceae*, *Rosoideae*, *Alchemilla*, *Potaninia*.

Alchemilla (with its segregates *Aphanes*, *Lachemilla*, and *Zygalchemilla*) and *Potaninia* have long been doomed to rove through *Rosoideae*. *Alchemilla* was placed into *Sanguisorbeae* (= *Poterieae*) (Focko, 1894; Hutchinson, 1964; Takhtajan, 1987), *Potentilleae* (Schulze-Menz, 1964), *Potentilleae* subtribe *Alchemillinae* (Hanelt, 1971), *Alchemilleae* (Hegi, 1995; Takhtajan, 1997) but Kalkman (1988) despairingly established *Alchemilla* group outside the set of *Rosoideae* tribes. *Potaninia* has long been migrating between *Potentilla* close alliance (Focko, 1894), *Sanguisorbeae* (Takhtajan, 1987), and *Cercocarpeae* (Kalkman, 1988; Hegi, 1995), monotypic *Potanineae* (Takhtajan, 1997). So, characters traditionally used in taxonomy of *Rosoideae* give controversial indications of affinities of the genera under consideration. Therefore, cortex and phloem anatomies could elucidate their real position among members of the subfamily.

Materials and methods

Alchemilla vulgaris Linn. s. latiss. was taken in its habitat at Zvenigorod Biological Station of Lomonosov Moscow State University (MSU) ap. 45 km west of Moscow; *A. abyssinica* Fres., *A. cryptantha* Steud. ex A. Rich., *A. fischeri* Engler, *A. haumannii* Rothmaler, *A. microbetula* T. C. E. Fries, and *A. pedata* Hochst. ex A. Rich. were picked up in Bale Mountains National Park, Ethiopia by Dr. V. N. Pavlov; *Potaninia mongolica* Maxim. and *Aphanes arvensis* Linn. were sampled from voucher specimens in MSU Herbarium (MW) (№ 6149 «МНР, Восточно-Гобийский аймак, на склоне горы Тахят-Ула, контур — 58. 25 VII 1989. Дорноговь» and «Ascheffel, W. of Kiel. 2.6.1976. Kai Larsen, S. Larsen, Ivan Nielsen», respectively). Living plants were fixed and kept in 70 % (v/v) ethyl alcohol. The voucher material was being softened with ethyl alcohol-glycerin-water mixture (1 : 1 : 1, v/v) at 40 °C for two weeks before treatment. Both fixed and softened materials were prepared for light microscopy as follows. Transverse, tangential and radial sections of the axial organs were made with hand razor and either stained with 5 % alcoholic iodine or processed with phloroglucinol and hydrochloric acid and embedded into pure glycerin. All the measurements were directly taken from the slides with calibrated ocular micrometer. The illustrations were drawn with camera lucida RA-6.

Results

Alchemilla species

Herb with ascending woody rhizome and erect leafy shoots (*A. vulgaris*) or rhizomatous creepers (others) with herbaceous or woody sprouts.

Erect shoot (*A. vulgaris*) is pubescent with long trichomes (fig. 1, A). The epidermis of typical small cells overlays the 2- to 3-layered angular lamellar collenchyma which gradually changes inwards into cortical large-celled parenchyma. Small lacunae are scattered in the inner cortex (fig. 1, A). The endodermis of small cells bearing Casparian bands on their radial walls is the innermost limit of the cortex.

Nearly continuous ring of 2—4-layered protophloem fibres adjoins the endodermis (fig. 1, A). Eustelic collateral bundles are separated with completely hardened homogeneous primary rays (fig. 1, A) of mostly upright cells. The phloem ap. 0.1 mm thick consists of sieve tubes, companion cells and storage parenchyma. The sieve tube members 6—9 × 80—90 µm, with simple sieve plates.

Creeping sprouts are densely pubescent with trichomes, short in *A. fischeri* (fig. 1, E) and *A. pedata* and very long in others. Subepidermal lamellar collenchyma is up to 4—7-layers in *A. haumannii* and much thinner or lacking in others. Its cells have unusually thick brown walls in the former species. The inner cortex is occupied by parenchyma of varying cells in *A. haumannii* and flattened outer and roundish inner ones in *A. pedata*. The endodermis has typical Casparian bands on its cell radial walls in *A. haumannii* and no bands in both *A. fischeri* and *A. pedata*. The 2- to 3-layered pericycle is parenchymal in both *A. cryptantha* and *A. haumannii* and sclerenchymal in others (fig. 1, E, G).

Eustele consists of separate collateral bundles in all African species (fig. 1, E) but *A. cryptantha* (fig. 1, G) whose bundles are merged with each other into juxtaposed rings of phloem and xylem (fig. 1, G). The whole phloem is soft, 0.04—0.07 mm thick.

The first phellogen arises in the outermost phloem (in *A. haumannii*), mid cortex (*A. cryptantha*, *A. fischeri*, *A. pedata*) or just inside the collenchyma (*A. fischeri*, *A. pedata*) (fig. 1, F). Two to three periderms bordering on each other are developed in thicker stems of *A. cryptantha* (fig. 1, G). The phellem cells with brown contents have thickened cell walls in *A. haumannii* and thin ones in others. When a few periderms are present, only the outermost one is characterised by brown matter in its phellem cells in *A. cryptantha*.

Rhizome is glabrous or nearly so in most of investigated species; it is sparsely pubescent with uniseriate trichomes in *A. cryptantha*. Homogeneous parenchyma bulks the cortex (fig. 1, B). The outer cortex parenchyma is more or less completely destroyed when inner one is still alive (fig. 1, C) and filled with stored starch. Idioblasts containing calcium oxalate druse are dispersed through the inner cortex. The innermost cortex is a typical endodermis with Casparian bands in its cell radial walls, endodermal cells contain red brown matter.

Few-layered pericycle whose cells little simulate the cells of lamellar collenchyma underlays the endodermis (fig. 1, C, D). The stele is characterised by continuous rings of the phloem and xylem in juxtaposition (fig. 1, B, C) in all but *A. cryptantha* species examined. *A. cryptantha* rhizome is anatomically similar to its creeping sprout (fig. 1, G). The phloem ring 0.04—0.05 mm thick consists of only soft elements whose irregularly disposed constituents are histologically identical to those in above-ground stems.

The first phellogen is produced by the endodermis and followed by the next ones that develop successively inwards in the pericycle in *A. haumannii*, *A. vulgaris*. Each phellogen produces 2—4-layered phellem of uniform tangentially flattened cells (fig. 1, C).

Aphanes arvensis

Erect terophyte with stem about 1 mm thick.

The epidermis with stratified thickened outer cell walls bears numerous unicellular trichomes 0.64—1.20 mm long (fig. 2, A). The cortex is only 2—4 cells thick (60—

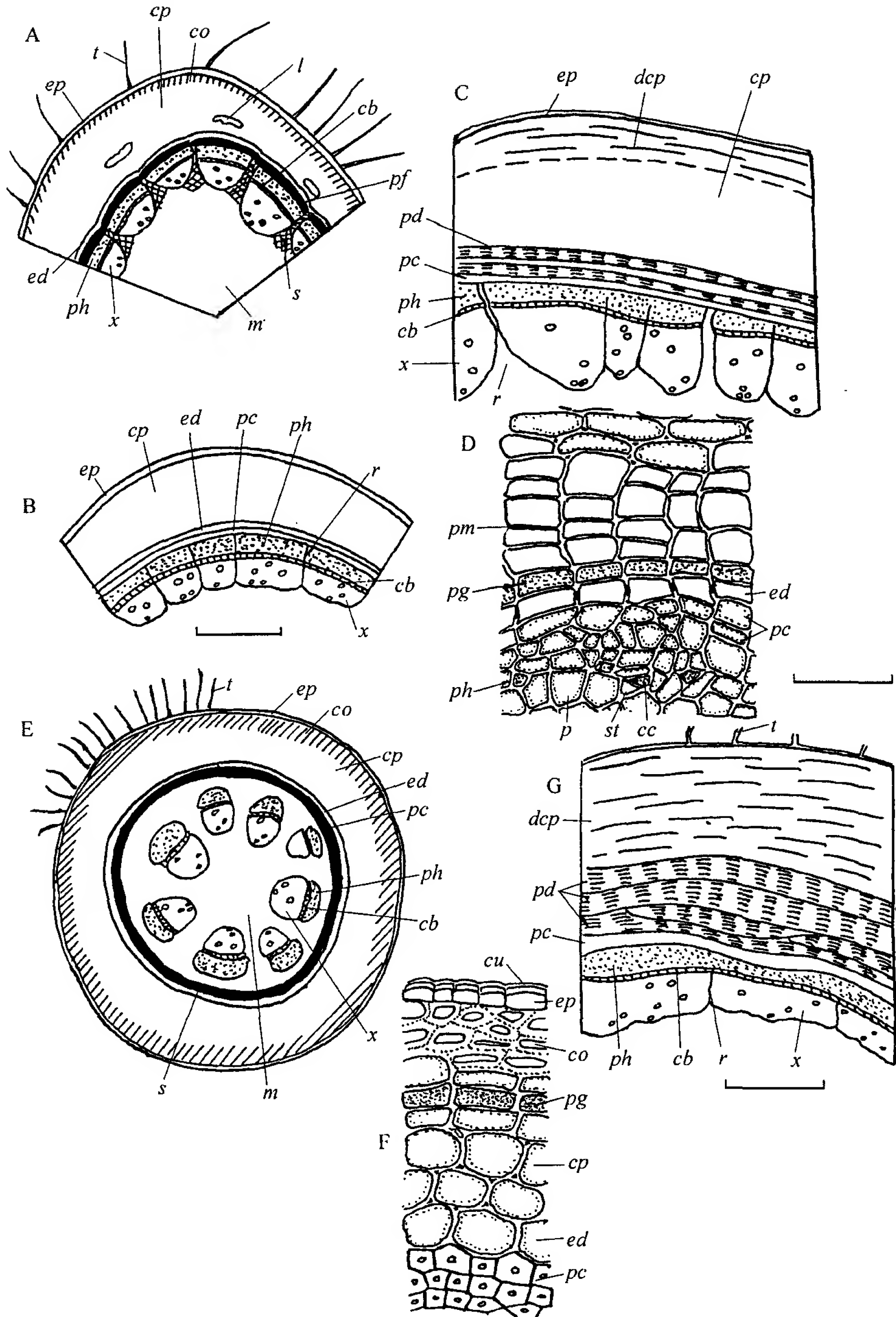


Fig. 1. Stem and rhizome anatomies in *Alchemilla* species, transverse sections.

A—D — *A. vulgaris*; E, F — *A. fischeri*; G — *A. cryptantha*. A — scheme of the erect shoot stem; B — scheme of the young rhizome; C, G — schemes of the aged rhizome; D — the cortex stele boundary with developing phellogen in the rhizome; E — scheme of the creeping sprout stem; F — cortex of the creeping sprout. *cb* — cambium; *cc* — companion cell; *co* — collenchyma; *cp* — cortical parenchyma; *cu* — cuticle; *dcp* — destroyed cortical parenchyma; *ed* — endodermis; *ep* — epidermis; *hrp* — hardened ray parenchyma; *l* — lacuna; *m* — medulla; *p* — axial phloem parenchyma; *pc* — pericycle; *pd* — periderm; *pf* — protophloem fibres; *pg* — phellogen; *ph* — phloem; *pm* — phellem; *r* — ray; *st* — sieve tube; *t* — trichome; *x* — xylem. Bar: A—C, E, G — 0.5 mm; D, F — 0.05 mm.

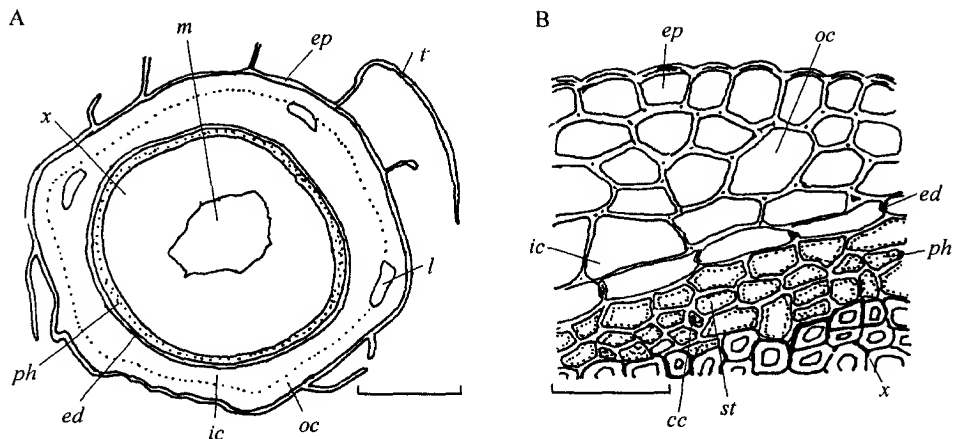


Fig. 2. Stem in *Aphanes arvensis*, transverse section.

A — scheme; B — cortex and phloem. *ic* — inner cortex; *oc* — outer cortex; see fig. 1 legend for other explanations. Bar: A — 0.2 mm; B — 0.05 mm.

80 μm) but differentiated into 2 zones (fig. 2, A). The outer one is 1 to 2 cells thick and consists of cells with evenly thickened walls while ordinary thin-walled parenchyma cells bulk the inner 1- to 2-layered zone (fig. 2, B). Few small lacunae are here and there inside the outer cortex zone (fig. 2, A). The innermost cortical cells constitute the endodermis of tangentially flattened cells with typical Casparian bands on their radial walls (fig. 2, B).

The phloem and xylem are continous rings in juxtaposition (fig. 2, A). Whole phloem is soft, only about 20 μm thick (fig. 2, B). The sieve tube members are near 4 × 40 μm with simple sieve plates. The axial phloem parenhyma is very scant, homogeneous. The rays are invisible in examined samples.

Potaninia mongolica

Deciduous shrub.

Annual stem is densely pubescent with unicellular thick-walled unlignified trichomes (fig. 3, A). Thin-walled epidermis is covered with thin cuticle. A discontinuous subepidermal layer of evenly thickened cell walls would be considered either hypodermis or collenchyma. The uniform chlorophyll-bearing parenchyma constitutes the cortex. Mammoth masses of sclerenchyma 0.06—0.14 mm thick are inside the cortical tissue (fig. 3, A) and neighbour a continuous ring of soft phloem 0.01—0.02 mm in thickness. The sieve tubes about 4 μm in diameter are among the homogeneous axial parenchyma cells. Uniseriate rays are hardly discernible (fig. 3, A).

Rings of secondary phloem fibres are characteristic of more proximal stem part. The number and continuity of the rings are progressed downward the stem. Each ring is contiguous to thin inner periderm. The first phellogen arises just inside the outer fibre ring.

Perennial branch is protected with cyclic rhytidome (fig. 3, B). Rather thick phellems unexpectedly consist of only 3—5 cell layers. The thing is that phellem cells are large and stretched in radial direction (fig. 3, C). Thin-walled phellem cells vary in their sizes but no stratification of the tissue is revealed. The rhytidome scales are filled with destroyed soft phloem and fragmented rings of the secondary phloem fibres (fig. 3, B).

The innermost conducting phloem is ap. 0.02 mm thick and outward contiguous to the innermost periderm (fig. 3, B, C). The phloem constituents are in distinctive radial

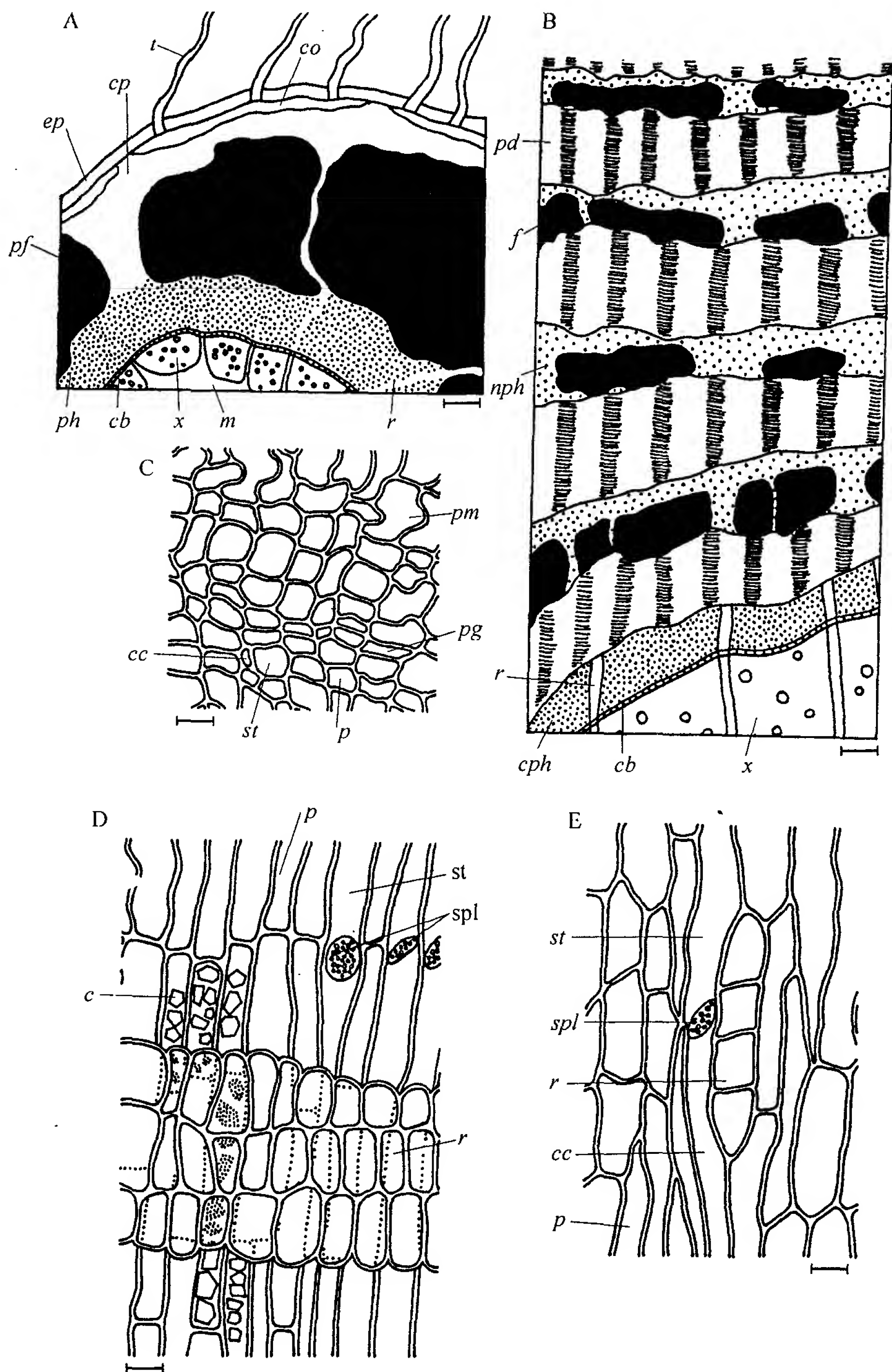


Fig. 3. Stem and phloem anatomies in *Potaninia mongolica*.

A — scheme of the annual stem, transverse section; B — scheme of the perennial branch, transverse section; C — secondary phloem in the perennial branch, transverse section; D — secondary phloem the perennial branch, radial section; E — secondary phloem in the perennial branch, tangential section. *c* — calcium oxalate crystal; *cph* — conducting phloem; *f* — secondary phloem fibres; *nph* — nonconducting phloem; *s* — sclerenchyma; *spl* — sieve plate; see figs. 1, 2 legends for other explanations. Bar: A, B — 0.1 mm, C—E — 0.01 mm.

files and very similar to each other in cross section. The sieve tube members about 4 × 35—40 μm have simple sieve plates (fig. 3, D, E). The axial parenchyma mostly homogeneous in the conducting phloem (fig. 3, D, E); short longitudinal strands of crystalliferous cells are present in outer conducting phloem and in rhytidome scales. The crystalliferous cells contain few irregular crystals or crystal prisms of calcium oxalate (fig. 3, D).

The rays are homogeneous uniseriate (fig. 3, D, E) 3—9 cells high.

Discussion

The stem constructin in *Aphanes arvensis* is quite similar to that of creeping sprouts and young rhizomes of *Alchemilla* species. Its phloem, howeever, has too little characters to be useful for treating the genus taxonomically.

The distinctions between *Alchemilla* and *Potaninia* in their bark anatomies highly prevail against shared characters that moreover are inherent in very many rosoids. That is why we do not think the genera to be close relatives. They would better be placed into different tribes.

Alchemilla shows some similarities to *Poterium sanguisorba* Linn. of *Sanguisorbeae Sanguisorbiinae* (Lotova, Timonin, 2001c) and certain herbs of *Potentilleae* (Lotova, Timonin, 2001a) in its stele construction and phloem anatomy. The first phellogen arises in the endodermis in rhizomes in investigated *Alchemilla* species, however, but in the pericycle in *P. sanguisorba* and the *Potentilleae* members. The difference in sites where the first phellogen develops is usually a character of importance for classifying *Rosaceae* (Lotova, Timonin, 1998b, 1999a, b). Besides, multiple periderms have not been discovered in rhizomes of rosoid herbs so far (Lotova, Timonin, 1999b, 2000, 2001a—c, 2002) though they are known to occur in the rhizome of *Aruncus vulgaris* Rafin. of subfamily *Spiraeoideae* (Lotova, Timonin, 1998a). Also, difference between the rhizomes and above-ground shoots in sites where the first phellogen appears is sure to be a unique character of *Alchemilla* among all rosaceous herbs (compare Lotova, Timonin, 1998a, b, 1999b, 2000, 2001a—c, 2002). Thereof, the combination of the *Alchemilla* bark characters seems to be enough particular to place it into a special tribe *Alchemilleae* in accordance with Hegi (1995).

Potaninia shares with *Potentilleae* shrub *Pentaphylloides* cyclic rhytidome, simple sieve plates (the compound ones are rarely present in *Pentaphylloides* though), irregular crystals of calcium oxalate in nonconducting phloem, homogeneous rays, distinctive radial files of the phloem constituents, etc. The differences are quite obvious, however. The secondary phloem fibres are scant, solitary or few-clustered in *Pentaphylloides* while they are assembled into evident tangential plates some cells thick in *Potaninia.* The first phellogen originates inside the protophloem fibres in former genus and much deeper, interior the ring of the first secondary phloem fibres in latter. The huge sclerenchyma masses contiguous to the cortex inherent in *Potaninia* sharply contrast with poorly developed protophloem fibres in *Pentaphylloides* (compare fig. 3 and Lotova, Timonin, 2001a, fig. 8). The phellem in *Potaninia* is also dissimilar to its counterpart in *Pentaphylloides.* Therefore, the two are unlikely to be members of the same tribe.

The woody members of *Sanguisorbiinae* subtribe tend to have little or none hard phloem in their perennial branches (Lotova, Timonin, 2001c) contrary to *Potaninia.* Some *Cliffortia* species have prominent masses of the secondary phloem fibres though, the masses are usually much less regular than those in *Potaninia* (compare fig. 3, B and Lotova, Timonin, 2001c, fig. 3). The most important thing is that the phellogens appear outside the masses of secondary phloem fibres in *Cliffortia* and inside the masses in *Potaninia.* The first phellogen develops in outer phloem in *Sanguisorbiinae* woody members but deeper in the phloem zone, interior the first ring of secondary phloem fibres in *Potaninia.* The phellem cells are quite dissimilar in *Potaninia* and *Sanguisorbiinae*

members. Besides, woody representatives of *Sanguisorbiinae* have mostly compound sieve plates contrary to simple ones inherent in *Potaninia.*

Hagenia abyssinica of *Sanguisorbeae Agrimoniinae* differs from *Potaninia* in having both endodermis and pericycle, pericyclic origin of the first phellogen, histology of the phellem, druses of the calcium oxalate in axial phloem parenchyma, compound sieve plates, poor developed hard phloem, etc.

Neither *Sanguisorbiinae* nor *Agrimoniinae* members thus show enough similarity to *Potaninia* in both architecture and histology of their barks to include the latter genus into the tribe *Sanguisorbeae.*

Cercocarpus that was compared to *Potaninia* (Kalkman, 1988; Hegi, 1995) is characterised by subepidermal development of the first phellogen, stratified phellem with dispersed phelloids, masses of completely compressed soft elements in the nonconducting phloem, prevalence of the biseriate rays over uniseriate ones, developing of the successive phellogens without any relation to the phloem stereom (Lotova, Timonin, 1999c). All the characters evidence in harmony distant affinity between the two genera. This precludes combining the two as members of the same tribe.

The bark of *Adenostoma* (*Adenostomeae*) is similar to that of *Potaninia* in its architecture (Lotova, Timonin, 2000a) but endodermal origin of the first phellogen, developing of the subsequent ones outside the stereom rings, tangentially flattened phellem cells, prominent masses of collapsed soft constituents of the secondary phloem, prevailing compound sieve plates, and numerous 2- to 3-seriate rays all contradict *Potaninia* bark design.

In sum, *Potaninia* seems to be rather distantly related to other rosoid tribes. Then, erecting the separate tribe *Potanineae* for the genus by Takhtajan (1997) is quite reasonable.

Acknowledgements

We are deeply indebted for Drs. V. N. Pavlov and I. A. Gubanov (both MSU) for gathering *Alchemilla* species in Ethiopia and providing us with vòucher material of *Potaninia mongolica*, respectively. The investigation was sponsored by Russian Foundation for Basic Researches.

LITERATURE CITED

Focko W. O. Rosaceae // Engler A., Prantl K. A. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. S. 1—61.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin e. o., 1995. Bd 4. Teil 2A. Spermatophyta: Angiospermae: Dicotyledones 2 (2). X + 693 S.

Hutchinson J. The genera of flowering plants. Oxford. 1964. Vol. 1. XIV + 516 p.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 1. *Spiraeoideae — Spiraeeae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998a. Vol. 83. N 8. P. 16—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except. *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998b. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1999a. Vol. 84. N 2. P. 34—41.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 4. *Rosaceae* and *Ulmarieae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999b. Vol. 84. N 3. P. 33—43.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 5. *Kerrieae* and *Cercocarpeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 1999c. Vol. 84. N 9. P. 10—20.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 6. *Rubeae* and *Adenostomeae* (*Rosoideae*) // Bot. J. (St. Petersburg). 2000. Vol. 85. N 11. P. 21—28.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 7. *Rosoideae — Potentilleae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2001a. Vol. 86. N 4. P. 12—33.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 8. *Rosoideae*: *Dryadeae — Geeae* group // Bot. J. (St. Petersburg). 2001b. Vol. 86. N 6. P. 1—17.
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 9. *Rosoideae*: *Sanguisorbeae* (= *Poterieae*) — *Sanguisorbiinae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2001c. Vol. 86. N 9. P. 52—72.
Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 10. *Rosoideae*: *Sanguisorbeae* (= *Poterieae*) — *Agrimoniinae* // Bot. J. (St. Petersburg). 2002. Vol. 87. N 1. P. 71—81.
Schulze-Menz G. K. Rosaceae // *Engler A.* Syllabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.
Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p. [in Russ.].
Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

РЕЗЮМЕ

Кора *Aphanes* проявляет ряд общих черт с корой видов *Alchemilla*, но в целом почти лишена таксономически значимых признаков. Роды *Alchemilla* и *Potaninia* существенно различаются как по общей архитектонике коры, так и по ее гистологическому строению, что противоречит объединению их в одну трибу. По особенностям первичной коры и вторичной флоэмы *Alchemilla* заметно отличается от представителей как трибы *Potentilleae*, так и трибы *Sanguisorbeae*; развитие множественных перидерм в корневище и заложение первого феллогена в разных местах в надземных побегах и корневищах одних и тех же растений не имеют аналогов среди других трав подсемейства *Rosoideae*. Это оправдывает выделение манжеток в особую трибу (Hegi, 1995). Сравнение *Potaninia* с представителями других триб подсемейства *Rosoideae* показало невозможность включения ее в какую-либо из существующих триб и правомерность выделения отдельной трибы *Potanineae* (Takhtajan, 1997).

УДК 581.1 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 4

© С. Н. Шереметьев,[1] Н. И. Филатова,[2] К. Е. Чеботарева,[3] Е. С. Нескрябина[4]

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ ПОЙМЫ РЕКИ ХОПЁР (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ) В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ. II. ОСТРООСОКОВОЕ СООБЩЕСТВО

S. N. SHEREMETEV, N. I. FILATOVA, K. E. CHEBOTAREVA, E. S. NESKRJABINA. STRUCTURAL AND FUNCTIONAL ORGANIZATION OF SOME SPECIES IN CONTRAST ENVIRONMENT OF KHOPER RIVER FLOODPLAINS (VORONEZH REGION). II. CAREX ACUTA COMMUNITY

[1, 2, 3] Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
[4] Хопёрский государственный природный заповедник
п/о Варварино Новохопёрского р-на, Воронежская обл.
Поступила 22.09.2000

Проведено комплексное исследование доминантов разнотравно-днепровскоковыльного и остроосокового сообществ поймы р. Хопёр (Хопёрский государственный природный заповедник, Воронежская обл.). 1-е сообщество располагалось на пологом песчаном склоне надпойменной террасы. Исследованы следующие виды: *Artemisia austriaca*, *Carex colchica*, *Galium ruthenicum*, *Stipa borysthenica*, *Trifolium arvense*, *Veronica spicata*. 2-е сообщество расположено на границе притеррасной части поймы р. Хопёр с надпойменной террасой. Сырые остроосоковые сообщества произрастают в прибрежной зоне на пологом склоне обсохшего оз. Калмычок. Объектами наблюдений были гигрофиты и гидрофиты *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Lycopus europaeus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum*. В дневной и сезонной динамике изучены интенсивность транспирации, дефицит водного насыщения, оводненность листьев растений. Определены парциальные объемы межклетников и тканей листьев:

кутикулы, эпидермиса, проводящей, механической, водоносной аэренхимы, губчатой и столбчатой паренхимы. Рассчитаны индексы склероморфности, суккулентности и ксероморфности. Методами многомерного статистического анализа исследованы связи между показателями функционирования растений. Построены матрицы экологического сходства. Обсуждаются вопросы сложности организации водного режима растений.

Ключевые слова: водный режим растений, экология, Воронежская обл.

Статья является продолжением исследований растений поймы р. Хопёр. В 1-й статье рассматривалось разнотравно-днепропетровскоковыльное сообщество (Шереметьев и др., 2002).

Объекты наблюдений

Остроосоковое сообщество расположено на границе притеррасной части поймы р. Хопёр с надпойменной террасой. Сырые остроосоковые сообщества произрастают в прибрежной зоне на пологом склоне обсохшего оз. Калмычок (0—30 см от уровня воды) и занимают экотоны с отметкой ниже 300 см над меженью р. Хопёр на оглеенных песчаных почвах (Титов, Печенюк, 1990). Травостой густой, общее проективное покрытие составляет 85—100 %. Средняя высота травостоя — 90—120 см. *Carex acuta* L. — основной доминант сообщества, занимающий до 60—70 % проективного покрытия. Массово встречается *Agrostis stolonifera* L., из наиболее распространенных — *Carex pseudocyperus* L., *Lycopus europaeus* L. У самого уреза воды выделяются группировки гидрофитов *Sparganium erectum* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Butomus umbellatus* L. Объектами исследования были гигрофиты и гидрофиты *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Lycopus europaeus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium erectum.*

Alisma plantago-aquatica — многолетнее короткокорневищное растение с придаточными корнями. Гидрофит. При обсыхании местообитаний так же, как и другие исследованные гидрофиты, переходит в наземную форму. Цветет в июле. Растет на болотах и отмелях, по берегам водоемов (здесь и далее приуроченность видов к характерным местообитаниям дана по: Цвелёв, 1988).

Butomus umbellatus — многолетний короткокорневищный гидрофит. Цветет в конце мая. Растет по берегам водоемов, на болотах.

Carex acuta — многолетний длиннокорневищный гигрофит (Алексеев, 1996) с весенним сроком цветения. Образует пучки побегов (при застойном увлажнении — кочки) на ветвистом ползучем корневище. Растет на болотах и болотистых лугах, по берегам водоемов, часто длительно заливаемых (Губанов и др., 1990).

Lycopus europaeus — многолетний корневищный гигрофит. Цветет с конца июня по сентябрь. Растет на болотах, болотистых лугах, по берегам водоемов.

Sagittaria sagittifolia — многолетний гидрофит. При переходе в наземную форму формирует толстые корневища. Цветет в июне—августе. Растет на болотах, по берегам водоемов.

Sparganium erectum — многолетний длиннокорневищный гидрофит. Цветет в июле—августе. Растет на болотах, по берегам водоемов.

Корневые системы всех исследованных растений достигали грунтовых вод, которые находились на глубине 10—20 см. Однако увлажнение экотопа не было застойным, о чем свидетельствовало отсутствие кочек у *Carex acuta.* Средний запас влаги в верхнем слое почвы составлял 143.9 мм и практически не изменялся в течение периода наблюдений.

Результаты

Интенсивность транспирации в среднем для сообщества составляла 2.977 $г_{воды}/г_{сух. массы} \cdot ч$ (табл. 1). Такое интенсивное испарение воды было обусловлено оптимальной увлажненностью экотопа. Несмотря на это, между видами наблюдались большие различия в скорости испарения воды. *Alisma plantago-aquatica*, *Lycopus europaeus* и *Sagittaria sagittifolia* испаряли воду значительно более интенсивно, чем *Butomus umbellatus*, *Carex acuta*, *Sparganium erectum.* Это, вероятно, обусловлено в первую очередь различиями в объеме межклетников у перечисленных

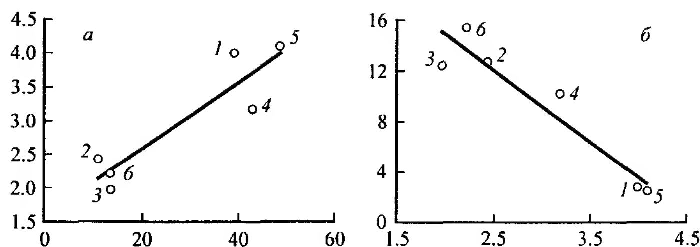


Рис. 1. Корреляции между структурными и физиологическими показателями у видов остроосокового сообщества.

Виды: *1* — *Alisma plantago-aquatica*, *2* — *Butomus umbellatus*, *3* — *Carex acuta*, *4* — *Lycopus europaeus*, *5* — *Sagittaria sagittifolia*, *6* — *Sparganium erectum*. По осям абсцисс: *а* — парциальный объем межклетников, %; *б* — интенсивность транспирации ($г_{воды}/г_{сух.массы} \cdot ч$); по осям ординат: *а* — интенсивность транспирации ($г_{воды}/г_{сух. массы} \cdot ч$); *б* — дефицит водного насыщения, %.

видов (рис. 1, *а*; $r^2 = 0.837$). У видов с большим парциальным объемом межклетников наблюдалась более интенсивная транспирация, и наоборот. С другой стороны, у видов с большей скоростью испарения воды были найдены минимальные значения дефицита водного насыщения (рис. 1, *б*; $r^2 = 0.899$). Отсюда можно проследить косвенное влияние парциального объема межклетников на водный дефицит в листьях растений: чем больше объем межклетников, тем меньше дефицит водного насыщения.

Флуктуации интенсивности транспирации возле средних уровней у всех видов происходили, судя по всему, случайно: не удалось выявить связи этого показателя с другими элементами водного режима или факторами среды ни для одного из видов.

Дефицит водного насыщения в листьях растений был достаточно высоким для данных условий произрастания (табл. 1), причем наибольшие значения этого показателя (12—15 %) отмечены у наименее интенсивно испарявших воду видов (рис. 1, *б*).

В сезонной динамике колебания водного дефицита были связаны с факторами среды у *Alisma plantago-aquatica* (с дефицитом влажности воздуха и освещенностью; $r^2 = 0.981$) и *Butomus umbellatus* (с освещенностью; $r^2 = 0.856$). Для остальных видов не выявлено связи колебаний данного показателя водного режима с какими-либо внутренними или внешними факторами.

ТАБЛИЦА 1

Средние значения интенсивности транспирации (ИТ, $г_{воды}/г_{сух. массы} \cdot ч$); дефицита водного насыщения (ДВН, %); содержания воды в листьях (СВ, $г_{воды}/г_{сух. массы}$) у растений остроосокового сообщества

Виды	Показатели								
	ИТ			ДВН			СВ		
	n	$\overline{X}$	S_x	*n*	$\overline{X}$	S_x	*n*	$\overline{X}$	S_x
Alisma plantago-aquatica	138	3.978	1.008	138	2.7	1.8	138	4.981	0.563
Butomus umbellatus	138	2.407	0.698	138	12.5	6.7	138	6.609	0.816
Carex acuta	138	1.951	0.491	138	12.4	4.2	138	2.142	0.235
Lycopus europaeus	138	3.167	1.252	138	10.2	2.9	138	3.895	0.519
Sagittaria sagittifolia	138	4.078	0.930	138	2.5	1.7	138	5.968	0.596
Sparganium erectum	138	2.198	0.676	138	15.2	4.6	138	4.889	0.466
В целом для сообщества	808	2.977	1.221	808	9.2	6.3	808	4.701	1.536

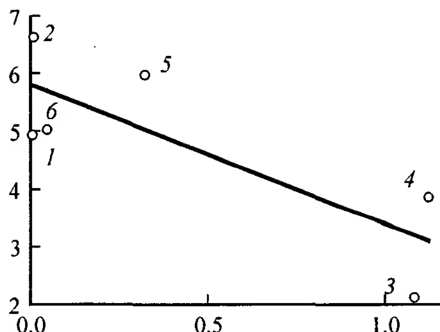


Рис. 2. Корреляция между парциальным объемом кутикулы и оводненностью листьев у видов остроосокового сообщества.

Виды (1—6) те же, что и на рис. 1. По оси абсцисс — парциальный объем кутикулы, %; по оси ординат — содержание воды ($г_{воды}/г_{сух. массы}$).

Содержание воды в листьях растений данного сообщества находилось на очень высоком уровне (табл. 1). Наибольшим оно было у гидрофитов, достигая 6.6 $г_{воды}/г_{сух. массы}$ у *Butomus umbellatus.* У гидрофитов *Carex acuta* и *Lycopus europaeus* оводненность листьев была заметно меньше, но все же очень высокой.

Совместный анализ структурных и функциональных данных выявил не очень тесную, но статистически достоверную связь между парциальным объемом кутикулы у видов данного сообщества и оводненностью их листьев (рис. 2; $r^2 = 0.631$). Из этой зависимости следует, что у видов с плохо развитой кутикулой или отсутствием таковой оводненность листьев заметно выше, чем у растений с большим развитием этой ткани. Следует признать, что кутикула не столько препятствует испарению воды из листа, сколько поглощению влаги из воздуха. В противном случае зависимость имела бы прямо противоположную направленность. Поскольку водяной пар может переноситься только по градиенту давления, то возможны условия в ночное время, когда такой градиент направлен в сторону листа. Такая возможность не отрицается, например, Р. Слейчером (1970). Однако приведенная зависимость (рис. 2) должна быть исследована на более обширном фактическом материале.

Статистическое исследование сезонной динамики содержания воды показало отсутствие связей этого показателя с внутренними или внешними факторами у всех видов, кроме *Butomus umbellatus.* Последний продемонстрировал довольно тесную связь ($r^2 = 0.961$) с дефицитом влажности воздуха и освещенностью.

Экологическое сходство видов данного сообщества характеризуется данными табл. 2. Напомним, что в этой таблице виды ранжированы по возрастанию величины $\overline{P}$ и те из них, которые расположены в верхней части матрицы, характеризуются наименьшими значениями интенсивности транспирации и оводненности (и показателями их варьирования) и наибольшими значениями (и показателями варьирования) дефицита водного насыщения.

Из этих данных видно, что *Carex acuta* и *Sagittaria sagittifolia* очень сильно отличаются от остальных видов по совокупности показателей водного режима, находясь на противоположных концах этой линии «сходства—различия». Наиболее сходными по реализации своих физиологических потенций оказались *Sparganium erectum* и *Lycopus europaeus*, а также *Butomus imbellatus* и *Alisma plantago-aquatica.*

Сложность организации водного режима растений. В данном сообществе только у 2 видов (*Alisma plantago-aquatica* и *Butomus umbellatus*) были обнаружены отличные от нуля индексы этого показателя функционирования (0.327 и 0.606 соответственно). Таким образом, средний для данного сообщества индекс был равен 0.156. Эти данные еще раз подтверждают наше предположение о том, что в отсутствие лимитирования почвенной влаги все элементы водного режима функционируют автономно друг от друга и факторов внешней среды. Их колебания

ТАБЛИЦА 2

Матрица экологического сходства по совокупности элементов водного режима растений остроосокового сообщества

P_{ij}						$\bar{P}$
Carex acuta	−2.408	−2.078	−2.723	−4.039	−4.785	−3.207
2.408	*Sparganium erectum*	−0.088	−1.121	−1.949	−2.662	−0.682
2.078	0.088	*Lycopus europaeus*	−0.920	−1.954	−2.591	−0.660
2.723	1.121	0.920	*Butomus umbellatus*	−0.502	−1.064	0.640
4.039	1.949	1.954	0.502	*Alisma plantago-aquatica*	−0.639	1.561
4.785	2.662	2.591	1.064	0.639	*Sagittaria sagittifolia*	2.348

Примечание. P_{ij} — показатели экологического сходства между парами видов, $\bar{P}$ — средний показатель экологического сходства каждого вида с остальными.

реализуются возле конституционного уровня, который задается преимущественно морфолого-анатомическими особенностями растений.

Морфолого-анатомическая характеристика. Парциальные объемы тканей листьев приведены в табл. 3.

Alisma plantago-aquatica. Листья на длинных черешках в прикорневой розетке, яйцевидные или эллиптические, при основании закругленные, слегка сердцевидные. Имеют довольно рыхлый дорзивентральный мезофилл. Палисадная паренхима однослойная, клетки имеют вытянутую форму, довольно крупные. Губчатая паренхима рыхлая, в основном изодиаметрическая с крупными межклетниками. Клетки верхней и нижней эпидермы примерно одинаковы. Устьица расположены с обеих сторон листа с крупными подустьичными полостями. В мезофилле листа имеются млечные ходы.

ТАБЛИЦА 3

Парциальный объем тканей и клеток, индексы склероморфности, суккулентности и ксероморфности видов остроосокового сообщества

Виды	Парциальный объем					Индексы		
	кутикула	эпидермис	мезофилл	проводящие ткани	межклетники	склероморфности	суккулентности	ксероморфности
Alisma plantago-aquatica	0	4.7	47.6	7.1	39.0	0.610	0.047	2.9
Butomus umbellatus	0	3.0	27.1	8.9	10.7	0.893	0.030	2.7
Carex acuta	1.1	4.5	32.6	11.9	13.4	0.866	0.124	10.8
Lycopus europaeus	1.1	6.8	41.4	7.8	42.8	0.572	0.068	3.9
Sagittaria sagittifolia	0.3	5.0	37.4	5.9	48.5	0.515	0.050	2.6
Sparganium erectum	0	4.1	29.0	6.2	13.5	0.865	0.129	11.2

ТАБЛИЦА 4

Матрица экологического сходства по совокупности показателей анатомической структуры листьев растений остроосокового сообщества

P_{ij}						$\bar{P}$
Carex acuta	−0.881	−1.201	−1.115	−1.044	−1.547	−1.158
0.881	*Lycopus europaeus*	−0.294	−0.322	−0.203	−0.878	−0.163
1.201	0.294	*Alisma plantago-aquatica*	−0.084	−0.046	−0.572	0.159
1.115	0.322	0.084	*Sparganium erectum*	−0.228	−0.391	0.180
1.044	0.203	0.046	0.228	*Butomus umbellatus*	−0.457	0.213
1.547	0.878	0.572	0.391	0.457	*Sagittaria sagittifolia*	0.769

Butomus umbellatus. Все листья прикорневые, с влагалищем, снизу трехгранные, выше — линейные. Мезофилл гомогенный, расположенный непосредственно под эпидермой в 4—6 слоев. Центральную часть листа занимают воздухоносные полости, разделенные однослойными тяжами паренхимных клеток. Сосудистые пучки расположены в мезофилле и в местах соединения тяжей. В районе сосудистых пучков в мезофилле находятся мелкие млечники. Клетки эпидермы мелкие, мало отличаются от мезофилла.

Carex acuta. Листья жесткие, до 9 мм шир. Мезофилл гомогенный. Клетки мезофилла расположены относительно плотно. Имеются крупные воздухоносные полости. Эпидерма с довольно крупными клетками с нижней стороны. Имеется кутикула. Тяжи механических тканей представлены с обеих сторон проводящего пучка, но не всегда образуют сплошные перемычки, пересекающие всю толщу листа.

Lycopys europaeus. Листья с черешками, продолговатые, самые нижние рассечены на продолговатые доли. Имеется рыхлый дорзивентральный мезофилл. Палисадная паренхима однослойная, клетки ее крупные. Губчатая паренхима рыхлая, в основном изодиаметрическая с крупными межклетниками. Клетки верхней эпидермы заметно крупнее нижних. Устьица расположены с нижней стороны листьев.

Sagittaria sagittifolia. Воздушные листья стреловидные или треугольно-стреловидные, острые, с расходящимися и примерно равными остальной части пластинки лопастями. Плавающие листья эллиптические; погруженные — лентовидные, около 1 мм шир. Палисадная паренхима двуслойная, рыхлая. Эпидерма крупноклетная, клетки верхней эпидермы несколько крупнее нижних. Устьица расположены с обеих сторон, с большими подустьичными полостями. В мезофилле имеются млечные ходы.

Sparganium erectum. Листья трехгранные, снизу по всей длине с сильно выдающимся острым килем. Мезофилл гомогенный, рыхлый, представлен клетками разной формы и размеров. Имеются довольно крупные воздухоносные полости. Сосудистые пучки расположены в верхней и нижней частях продольных перемычек, разделяющих воздухоносные полости. Механическая ткань представлена со стороны эпидермы от сосудистых пучков и отдельными тяжами в мезофилле. На границе перемычек и воздухоносных полостей расположены крупные тонкостенные бесхлорофилльные клетки неправильной формы. В районе перемычек имеются млечные ходы. Клетки эпидермы мелкие.

Матрица экологического сходства по совокупности показателей анатомической структуры листьев (парциальный объем кутикулы, эпидермиса, паренхимы, проводящей ткани и межклетников) (табл. 4) показывает, что все виды (за исключением *Carex*

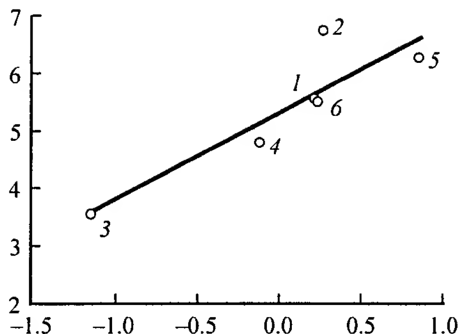


Рис. 3. Корреляция между индексами экологического сходства (по совокупности анатомических признаков) и оводненностью листьев у видов остроосокового сообщества.

Виды (*1*—*6*) те же, что и на рис. 1. По оси абсцисс — индекс экологического сходства; по оси ординат — содержание воды ($г_{воды}/г_{сух. массы}$).

acuta) достаточно близки друг к другу по этим показателям. Особенно отличаются в этом отношении *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus* и *Sparganium erectum*.

Корреляции между парциальным объемом тканей у данного набора видов не выявлено. Выше были отмечены некоторые совпадения между структурными и анатомическими характеристиками. Кроме того, можно обратить внимание на близкое соответствие ($r^2 = 0.802$) оводненности листьев средним индексам экологического сходства по анатомическим признакам (рис. 3), т. е. виды с более мезоморфным (по соотношению тканей) строением листьев имеют более высокое содержание в них воды.

Обсуждение

Различия между видами двух контрастных местообитаний (Шереметьев и др., 2002) по показателям водного режима очень велики и вполне естественно объясняются различиями в условиях почвенного водоснабжения. Оба участка резко отграничиваются друг от друга по соответствующим индексам экологического сходства (табл. 5). Эти данные дополняются и значительными расхождениями между видами данных экотопов по индексам сложности организации водного режима растений.

Если на сухом участке средний индекс этого показателя составлял 0.777, то на влажном был равен 0.156, что еще раз подтверждает нашу концепцию сложности организации водного режима травянистых растений (Шереметьев, 1991). Очень важной в этом отношении является обнаруженная статистическая связь между парциальным объемом межклетников и индексами организованности водообмена у видов сухого экотопа (Шереметьев и др., 2002; рис. 3). Это может свидетельствовать об определенной структурной основе усложнения функциональной организации растений при аридизации условий произрастания.

Однако легко показать, что анатомические различия (по парциальному объему тканей листьев) между видами контрастных по условиям почвенного увлажнения экотопов не столь значительны, как функциональные (табл. 6). Более того, *Carex acuta* имеет очень высокое сходство с *Galium ruthenicum*. Если использовать более мягкий критерий сходства, а именно |1.0|, а не |0.5|, то можно отметить анатомическое сходство *Carex acuta* практически со всеми видами разнотравно-днепровскоковыльного сообщества кроме *Stipa borysthenica* (табл. 6). Средние индексы сходства, представленные в этой таблице, не выходят за границы ±1.6. Это, по-видимому, означает, что относительные объемы тканей листьев изменяются на градиенте влажности не так значительно, как абсолютные. Но и такие сравнительно небольшие изменения парциальных объемов вызывают существенные различия в показателях водного режима растений.

ТАБЛИЦА 5

Матрица экологического сходства по совокупности показателей водного режима растений разнотравно-днепровскоковыльного (см.: Шереметьев и др., 2002) и остроосокового сообществ

P_{ij}												$\bar{P}$
Veronica spicata	−0.889	−0.615	−1.128	−1.613	−1.490	−9.153	−10.020	−10.005	−8.582	−12.898	−13.713	−6.382
0.889	*Trifolium arvense*	−0.175	−0.588	−0.688	−0.705	−7.609	−8.437	−8.841	−7.897	−10.766	−11.567	−5.126
0.615	0.175	*Artemisia austriaca*	−0.661	−0.969	−0.895	−6.757	−7.324	−8.049	−7.407	−9.325	−10.110	−4.610
1.128	0.588	0.661	*Galium ruthenicum*	−0.058	−0.109	−5.408	−6.176	−6.976	−6.629	−7.925	−8.689	−3.590
1.613	0.688	0.969	0.058	*Stipa borysthenica*	−0.198	−5.773	−5.626	−6.815	−6.130	−7.378	−8.162	−3.341
1.490	0.705	0.895	0.109	0.198	*Carex colchica*	−4.965	−5.323	−6.426	−6.051	−6.988	−7.769	−3.102
9.153	7.609	6.757	5.408	5.773	4.965	*Carex acuta*	−2.078	−2.408	−2.723	−4.039	−4.785	2.148
10.020	8.437	7.324	6.176	5.626	5.323	2.078	*Lycopus europaeus*	−0.088	−0.920	−1.954	−2.591	3.585
10.005	8.841	8.049	6.976	6.815	6.426	2.408	0.088	*Sparganium erectum*	−1.020	−1.949	−2.662	3.998
8.582	7.897	7.407	6.629	6.130	6.051	2.723	0.920	1.020	*Butomus umbellatus*	−0.502	−1.064	4.163
12.898	10.766	9.325	7.925	7.378	6.988	4.039	1.954	1.949	0.502	*Alisma plantago-aquatica*	−0.639	5.735
13.713	11.567	10.110	8.689	8.162	7.769	4.785	2.591	2.662	1.064	0.639	*Sagittaria sagittifolia*	6.523

Примечание. Здесь и в табл. 6 полужирными линиями выделены группы видов, для которых парные индексы не выходят за пределы ± 1.

ТАБЛИЦА 6

Матрица экологического сходства по совокупности показателей анатомической структуры листьев растений разнотравно-днепровскоковыльного (см.: Шереметьев и др., 2002) и остроосокового сообществ

P_{ij}												$\overline{P}$
Stipa borysthenica	−0.114	−0.168	−0.325	−0.525	−0.849	−1.069	−1.918	−1.815	−1.767	−2.086	−2.364	−1.182
0.114	*Trifolium arvense*	−0.208	−0.217	−0.579	−0.827	−0.950	−1.957	−1.735	−1.887	−2.123	−2.510	−1.171
0.168	0.208	*Veronica spicata*	−0.059	−0.356	−0.679	−0.895	−1.611	−1.943	−1.905	−1.936	−2.318	−1.030
0.325	0.217	0.059	*Carex colchica*	−0.290	−0.532	−0.681	−1.617	−1.505	−1.569	−1.868	−2.154	−0.874
0.525	0.579	0.356	0.290	*Artemisia austriaca*	−0.214	−0.539	−1.253	−1.465	−1.496	−1.467	−1.971	−0.605
0.849	0.827	0.679	0.532	0.214	*Galium ruthenicum*	−0.345	−1.155	−1.451	−1.523	−1.408	−1.933	−0.429
1.069	0.950	0.895	0.681	0.539	0.345	*Carex acuta*	−0.881	−1.044	−1.115	−1.201	−1.547	−0.119
1.918	1.957	1.611	1.617	1.253	1.155	0.881	*Lycopus europaeus*	−0.203	−0.322	−0.294	−0.878	0.790
1.815	1.735	1.943	1.505	1.465	1.451	1.044	0.203	*Butomus umbellatus*	−0.055	−0.046	−0.457	0.964
1.767	1.887	1.905	1.569	1.496	1.523	1.115	0.322	0.055	*Sparganium erectum*	−0.084	−0.391	1.015
2.086	2.123	1.936	1.868	1.467	1.408	1.201	0.294	0.046	0.084	*Alisma plantago-aquatica*	−0.572	1.086
2.364	2.510	2.318	2.154	1.971	1.933	1.547	0.878	0.457	0.391	0.572	*Sagittaria sagittifolia*	1.554

Таким образом, на примере ряда видов 2 контрастных по условиям почвенного увлажнения экотопов были обнаружены структурно-функциональные корреляции, которые позволяют по-новому взглянуть на закономерности водного обмена растений на градиенте влажности почвы.

В связи с изложенным становятся актуальными исследования: 1) соотношения парциальных объемов тканей в листьях растений на градиенте влажности почвы; 2) соотношения парциальных объемов и площадей, которые занимают ткани на срезах; 3) связей между структурными и функциональными характеристиками растений.

Благодарности

Работа получила финансовую поддержку Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 98-04-49814).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев Ю. Е. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). М., 1996. 251 с.

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Луговые травянистые растения. Биология и охрана: Справочник. М., 1990. 183 с.

Слейгер Р. Водный режим растений. М., 1970. 366 с.

Титов Ю. В., Печенюк Е. В. Динамика травяной растительности поймы реки Хопёр. Л., 1990. 140 с.

Цвелёв Н. Н. Флора Хопёрского государственного заповедника. Л., 1988. 191 с.

Шереметьев С. Н. Экология водного режима пустынных, степных и луговых растений Монголии // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1991. 33 с.

Шереметьев С. Н., Филатова Н. И., Чеботарева К. Е., Нескрябина Е. С. Структурно-функциональная организация некоторых растений поймы реки Хопёр (Воронежская область) в контрастных условиях произрастания. I. Разнотравно-днепровскоковыльное сообщество // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 3. С. 19—31.

SUMMARY

The complex study of dominants of the herb — *Stipa borysthenica* and *Carex acuta* communities of the Khoper River floodplain (Khoper State Nature Reserve, Voronezh Region) is carried out. The first of these communities was located on a slanting sandy slope of a terrace above the floodplain. Following species were studied there: *Artemisia austriaca, Carex colchica, Galium ruthenicum, Stipa borysthenica, Trifolium arvense, Veronica spicata.* Moist *Carex acuta* communities grow in a coastal zone of a slanting slope of a dried lake. There plants under observation were hygrophytes and hydrophytes *Alisma plantago-aquatica, Butomus umbellatus, Carex acuta, Lycopus europaeus, Sagittaria sagittifolia, Sparganium erectum.* Diurnal and seasonal dynamics of such parameters as the transpiration rate, water saturation deficit, leaf water content were examined in detail. Structural characteristics of plants as follows are defined: the specific superficial denseness of leaves, indexes of scleromorphy, succulence and xeromorphy. Methods of a many-dimensional statistical analysis were used to study connections between indexes of plant functioning. The matrix of an ecological likeness is constructed. The problems of complexity of organization of plant water regime are discussed.

УДК 524.41(235.4) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 4

© С. В. Осипов

ЗОНАЛЬНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ТАЕЖНО-ГОЛЬЦОВЫХ ЛАНДШАФТОВ БУРЕИНСКОГО НАГОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК)

S. V. OSIPOV. VEGETATION ZONALITY OF TAIGA-GOLTSY LANDSCAPES OF BUREYA HIGHLAND (FAR EAST)

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100 лет Владивостоку, 159
Факс (4232)310193
E-mail: forest@eastnet.febras.ru
Поступила 27.11.2000

Для верхней части Буреинского нагорья (Дальний Восток, Амуро-Удское междуречье) выявлены зональные местообитания и зональная растительность, составлена схема зональности растительного покрова: таежный пояс лиственничных и еловых лесов — подгольцовый пояс зарослей кедрового стланика — гольцовый пояс кустарничково-лишайниковых тундр — пояс холодных гольцовых пустынь.
Ключевые слова: зональность, поясность, плакор, растительность, таежно-гольцовые ландшафты, Дальний Восток.

Задача настоящей статьи — рассмотрение понятий «зональная растительность» и «зональное местообитание» и разработка схемы зональности (поясности) растительного покрова таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья. В основу статьи положены материалы маршрутных исследований ключевых участков на хребтах Ям-Алинь, Дуссе-Алинь и Баджальский (см. рисунок).

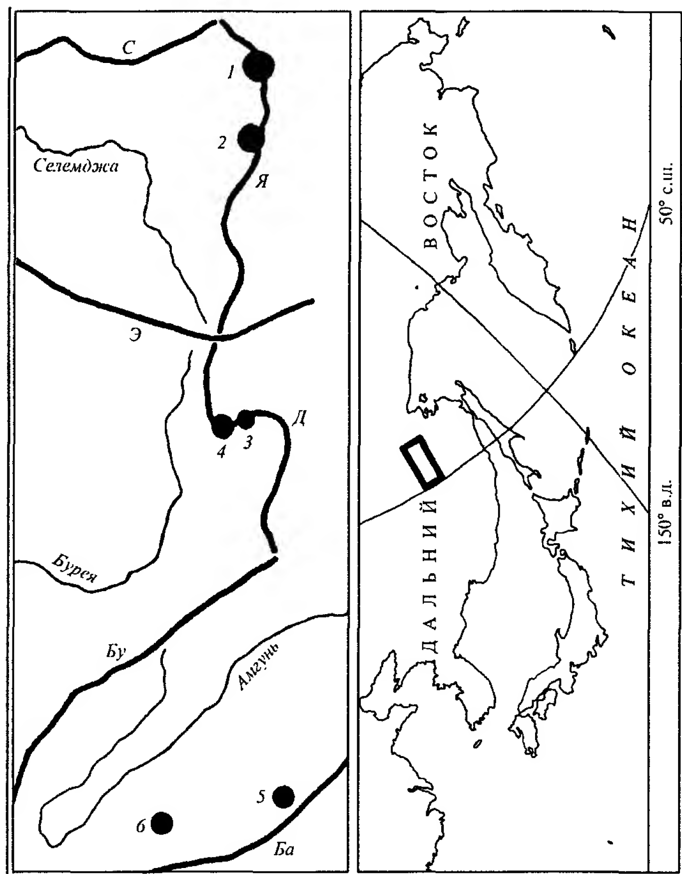
Буреинское нагорье расположено в северной части Амурского геоблока, в пределах мезозойской складчатой эвгеосинклинальной системы, и имеет крайне гетерогенное геологическое строение. Здесь представлены довольно крупные гранитные интрузивы и липаритовые эффузивы мелового возраста, плотные осадочные породы разного возраста и разной степени метаморфизма (Тектоническая..., 1978; Красный, 1980). Горные хребты имеют преобладающие высоты порядка 1500 м над ур. м., максимальные высоты превышают 2000 м (Ивашинников, 1992). Ландшафты осевой части горных хребтов меняются от альпинотипного высокогорья с гребневидными вершинами и массивного высокогорья с плоскими вершинными поверхностями до таежно-гольцового среднегорья с округлыми вершинами.

Для рассматриваемой части региона характерны холодная, сухая и солнечная зима, прохладное и влажное лето. Поэтому, несмотря на довольно южные широты, эта территория получает относительно мало тепла. Климат характеризуется весьма высокой степенью континентальности (Иванов, 1959; Борисов, 1975; Скрыльник, Скрыльник, 1976). Однако степень континентальности очень сильно меняется по сезонам года (Полозова, 1954) и характеризуется высоким пространственным варьированием (Петров, 1973; Сурова, 1977). Годовая сумма осадков — 1000 мм, из них 80—90 % выпадает в теплое полугодие (с апреля по октябрь) и 10—20 % — в холодное (с ноября по март) (Карпенко, 1968; Справочник..., 1968; Борисов, 1970). Годовая испаряемость (возможное при данных климатических условиях испарение с открытой пресноводной поверхности) составляет 350 мм (Борисов, 1970). Коэффициент увлажнения (отношение годовой суммы осадков к годовой испаряемости) — около 3 и соответствует избыточно увлажненному климату.

Понятия «зональная растительность» и «зональное местообитание»

Учение о природной зональности, оформленное В. В. Докучаевым на рубеже XIX и XX вв., привлекает к себе весьма устойчивый интерес. Одной из проблем учения является вопрос о критериях выделения зон. Зональные закономерности растительного покрова могут быть прослежены по растительности самых разных местообитаний (Алехин, 1936; Шенников, 1940). Однако важнейшим критерием выделения растительных зон является зональная или плакорная растительность.

Понятие «зональная или плакорная растительность» разработал Г. Н. Высоцкий (1909) для целей картографирования (на основе представлений о нормальных или зональных почвах и основных типах насаждений). В последующем оно использовалось как средство генерализации при описании и картографировании растительного покрова (Коровин, 1934; Алехин, 1936; Келлер, 1938; Павлов, 1948, и др.) и как



Район исследования: географическое положение (справа), основные орографические структуры и водные артерии (слева).

Горные хребты: *С* — Селемджинский, *Я* — Ям-Алинь, *Э* — Эзоп, *Д* — Дуссе-Алинь, *Бу* — Буреинский, *Ба* — Баджальский. *1—6* — участки детальных маршрутных исследований.

критерий выделения зональных подразделений территории при разработке схем зональности и районирования (Лавренко, 1947, 1968; Шумилова, 1962; Александрова, 1977, и др.). Под зональной растительностью понимается коренная растительность плакоров (Александрова, 1969 : 206). Отмечается, что зональная растительность обычно преобладает над азональной (Алехин, 1936; Павлов, 1948; Зональная..., 1972). Основными признаками зональной растительности являются ее ненарушенность, плакорное положение и территориальное преобладание над азональной растительностью. Важно подчеркнуть, что зональная, или плакорная растительность обычно понимается не только как расположенная на определенном (возвышенно-равнинном) элементе рельефа, но и как приуроченная к определенным ландшафтно-экологическим условиям и обладающая свойствами, обусловленными климатом и отражающими его (способность почв и почвенного покрова воспринимать воздействие климата и отражать его в своих свойствах называется климарефлекторностью (Соколов, 1993); это понятие так же применимо к растительности и растительному покрову).

«Плакор», в работах Г. Н. Высоцкого (автора этого понятия), — это «нагорное плато», «возвышенная равнина», «широкий равнинный водораздел» (Высоцкий, 1909). Когда речь идет о плакорных почвах и растительности, дополнительно указывается, что грунтовые воды не принимают значительного участия в питании растительности и в почвообразовательных процессах, отсутствует смывание и намы-

вание почвенных частиц, грунт характеризуется суглинистым составом и средней влагоемкостью, воздушные слои при штиле занимают устойчивое положение (Высоцкий, 1906, 1909, 1927, 1930, 1937; и др.). Позже это понятие основательно рассмотрел А. П. Шенников (1964 : 169), уделив большое внимание экологическому аспекту: плакорные местоположения или плакоры характеризуются «средним для района режимом прямодействующих факторов», «средним состоянием экологических условий, лишенных крайностей, способных сильно отклонять экологическое содержание местоположения (экотоп) и растительность от климатически обусловленной нормы» и т. д. H. Walter (Вальтер, 1982 : 129) в качестве синонима «плакора» использовал термин «макроклиматоп».

Начиная с работ Г. Н. Высоцкого и до настоящего времени (Географический..., 1988) достаточно четко прослеживается двойственность понятия «плакор». С одной стороны, плакор — элемент рельефа, с другой — определенные условия, в которых формируются зональные растительность и почва. Очевидно, что эти аспекты — геоморфологический и экологический — весьма различны, слабо сопряжены и во многих случаях исключают друг друга. По сути, этим аспектам соответствуют разные понятия: «плакор или ровнядь» — весьма плоский, обычно широкий равнинный водораздел (Высоцкий, 1937) и «зональное местообитание (или зональный экотоп)» — участок, экологические условия которого в наибольшей степени (на фоне рассматриваемой территории) определяются современным макроклиматом (Осипов, 1990).[1] A. Mac Kinnon с соавт. (1992 : 101) под «зональными местообитаниями» («zonal sites») понимают «участки средних условий увлажнения и содержания минеральных веществ». В работе M. Cauboue с соавт. (1996 : 55) это же понятие («zonal site») определено как «участок с такими экологическими условиями, в которых возможно существование климатически климаксных растительных сообществ и соответствующих им почв». Там же определены еще 2 очень близких к «зональному местообитанию» понятия: «модальное местообитание» («modal site») — «хорошо или средне дренированный участок без топографических или эдафический крайностей, который в большей степени отражает влияние регионального климата, нежели локальные условия» и «нормальное местообитание» («normal site») — «участок с развитыми суглинистыми почвами, без избытка и недостатка минеральных веществ, занимающий хорошо дренированное местоположение в ландшафте, не подверженный экстремальным воздействиям, но и не защищенный от влияния локальных климатических факторов» (Cauboue et al., 1996 : 34, 36). Таким образом, главная особенность зональных местообитаний в отличие от прочих (азональных) заключается в том, что современный макроклимат обусловливает их основные экологические параметры и, как следствие этого, оказывает значительное не только прямое, но и косвенное воздействие на растительность (и почвы). Именно в этом проявляется особое значение макроклимата в зональных местообитаниях.

В разных ландшафтах зональные местообитания имеют весьма существенные различия. Так, приведенные Г. Н. Высоцким характеристики плакорных условий получены на материале исследований природных явлений Восточно-Европейской равнины. В. Д. Александрова (1971 : 4) дополнила их: «В Арктике определение плакорных местообитаний нуждается еще в одном уточнении... к определению плакорных позиций в Арктике следует добавить их умеренную заснеженность». Также она указала: «Преобладание каменистых грунтов является одной из зональных черт полярнопустынного ландшафта и связано с тем, что разрушение горных пород идет путем их измельчения в процессе физического выветривания, а химиче-

---

[1] В понятие «плакор» Г. Н. Высоцкий, в первую очередь, вкладывал именно тот смысл, который С. В. Осипов называет «зональным местообитанием», не соотнося его, однако, ни к участкам небольшой размерности, ни к зональным эталонам. Также понимал «плакор» и ученик Г. Н. Высоцкого — Е. М. Лавренко. Но именно на плакорах развиты зональные почвы и зональная растительность. И геоморфологические, и экологические (увлажнение, сток, просыка, солевой режим и т. д.) особенности плакоров и позволяют здесь наиболее полно выявлять зональные черты почвенно-растительного покрова (Примеч. Б. А. Юрцева и С. С. Холода).

скос и биохимическое выветривание очень сильно подавлено...» (Александрова, 1983 : 12). Ю. А. Ливеровский (1964 : 10) констатировал: «В определенных климатических условиях плакорными (зональными) могут быть гидроморфные почвы». Существенно различаются не только абиотические, но и биотические факторы, например: в степных ландшафтах важнейшими экологическими факторами зональных местообитаний являются почвенные беспозвоночные, грызуны, копытные (Исаченко, Шляпников, 1989). Значительные особенности имеют зональные местообитания горных ландшафтов. Л. В. Шумилова (1962 : 103) для горных территорий Сибири писала о соответствующих плакорных условиях: «Очевидно, более всего таким условиям отвечают не слишком крутые (не более 20°) склоны, преимущественно западных и восточных румбов, где наблюдаются обычно хорошо развитые почвы...». К. Ю. Голгофская (1964 : 793), касаясь высотной зональности растительности Кавказского заповедника, отметила, что местообитания зональных сообществ в горных условиях связаны со склонами «относительно ровными средней крутизны (до 30°) и преобладающего в данной местности направления». «Условия горных стран, строго говоря, не могут быть плакорными», — писал Б. А. Юрцев (1964 : 57—58) и, рассматривая высотную поясность Верхояно-Колымской горной страны, привел следующие критерии «горных аналогов настоящих плакоров»: 1) небольшой наклон поверхности, «предпочтительны условия более обширных выровненных площадок, расположенных по возможности открыто (где меньше сказываются как вынос, так и принос минеральных веществ и других почвенных компонентов, а также сдувание и накопление снега)»; 2) закрепленность грунта; 3) обогащенность грунта мелкоземистыми частицами, развитость почвенного профиля; 4) достаточная дренированность, средняя увлажненность; 5) «...химизм почвообразующей породы (породы с повышенным содержанием карбонатов и других солей нередко вызывают значительные аномалии в характере растительности)». Следует подчеркнуть, что для горных территорий перемещение твердых частиц является ландшафтной нормой, поэтому для зональных местообитаний в горах лучше говорить не об отсутствии смывания или намывания почвенных частиц (как для равнинных территорий), а о «характерной мощности почвообразования» (Соколов, 1988) и отсутствии гипертрофированных процессов сноса, аккумуляции или других значительных горизонтальных перемещений твердой фазы почвогрунтов. В общем, в разных ландшафтах зональные местообитания различны не только по таким косвенным характеристикам, как положение в рельефе, механический состав грунта и им подобным, но различны по всему комплексу экологических режимов.

В пределах одной зоны (и подзоны) зональные местообитания также могут существенно различаться (такие различия во многих случаях связаны с неоднородностью литогенной основы территории). Поэтому некоторые зоны (и подзоны) характеризуются несколькими зональными синтаксонами растительности самых высоких синтаксономических рангов. Для подобного явления в почвенном покрове М. А. Глазовская (1973 : 44) сформулировала закон множественности зональных типов почв: «Разнообразие сочетаний биоклиматических факторов с факторами литологическими и историкогенетическими обусловливает существование в пределах одной и той же почвенной зоны нескольких зональных типов почв». В теории поликлимакса указывается на существование нескольких климатических климаксов в регионе (или зоне) с единым макроклиматом (Mueller-Dombois, Ellenberg, 1974).

Разграничивая понятия «зональное местообитание» и «плакор», необходимо различать понятия «зональная растительность» и «плакорная растительность». «Зональная растительность» — это растительность зональных местообитаний, ее современное состояние (стадия развития) и функционирование в наибольшей степени обусловлены современным макроклиматом, который оказывает значительное не только прямое, но и косвенное воздействие на растительность. Зональная растительность находится в состоянии равновесия с современным макроклиматом, в понятиях теории моноклимакса она является климаксом (Разумовский, 1981), в понятиях

теории поликлимакса — климатическим или зональным климаксом (Daubenmire, 1968 : 229). «Плакорная растительность» — это растительность возвышенных равнин — плакоров. На плакорах имеют место весьма различные экологические условия, что связано с разной удаленностью от долин и низин, неоднородностью грунта, микрорельефом и другими факторами, это ясно показал Г. Н. Высоцкий (1927, 1930; и др.) на материале изучения гидрологического режима почвогрунтов. Следовательно, зональные местообитания на плакорах чередуются с незональными, зональная растительность — с незональной. В. В. Алехин (1936 : 363) отмечал, что не все плакорные ассоциации являются зональными (хотя для него важнее было провести различие между «плакорными ассоциациями» как конкретными явлениями и «зональной растительностью» как отвлеченным понятием).

Понятия «зональное местообитание» и «зональная растительность» непосредственно связаны с понятием «зональная экосистема». «Зональными (климатически климаксными) являются экосистемы, в которых интегральное влияние климата на растительность, почву и другие компоненты выражено наиболее сильно. Зональные экосистемы должны иметь средние режимы освещения, тепла, почвенного увлажнения и содержания минеральных веществ, т. е. средние, не экстремальные, условия, существующие в пределах территории с особым региональным климатом» (Pojar et al., 1987 : 125—126).

Зональная растительность и зональные местообитания некоторой территории выявляются параллельно и взаимосвязанно в результате изучения структуры и динамики растительного покрова и ландшафта в целом. При этом выявляется основное разнообразие растительности и условий ее обитания, определяются главные факторы, обусловливающие это разнообразие. Важным средством выявления зональной растительности и зональности растительного покрова служит классификационно-ординационная схема в виде системы экологических и динамических рядов синтаксонов растительности, так как в процессе разработки такой схемы каждый синтаксон получает экологическую и динамическую интерпретацию. Растительность и местообитания, основные особенности которых обусловлены крайними значениями главных факторов, исключая макроклиматические, не являются зональными (в зависимости от особенностей ландшафта это могут быть геологические, геоморфологические, гидрологические, мезоклиматические, антропогенные, а также другие факторы). Зональные растительность и местообитания приурочены преимущественно к средним для данной территории значениям факторов.

В настоящее время различают несколько форм зональности. Например, И. Н. Гарцман (1971, 1974) выделил 6 элементарных форм 2 родов: широтная, высотная, экспозиционная, продольно-циркуляционная, экспозиционно-циркуляционная и барьерная, которые сочетаясь образуют более сложные формы. Какая именно форма зональности имеет место на той или иной территории, нередко выявляется лишь в результате разностороннего ландшафтно-экологического анализа. Понятия «зональная растительность» и «зональное местообитание» могут применяться при изучении различных форм зональности растительного покрова в самых разных природных условиях, понятие «зональное местообитание» также может использоваться при изучении зональности биоты и почвенного покрова.

Следует заметить, что детальный ландшафтно-экологический и динамический анализ территории, выявление и характеристика зональных местообитаний необходимы прежде всего в более сложных познавательных ситуациях, в первую очередь при изучении нарушенных и наиболее неоднородных ландшафтов (с выраженной неоднородностью макро-, мезо- или микроразмера). В более простых ситуациях понятие «зональное местообитание» остается невостребованным, достаточным оказывается, например, сравнение растительности одних и тех же элементов рельефа (плакоров, склонов сходной экспозиции и т. д.) — довольно простой и эффективный, но не универсальный способ изучения географических закономерностей.

Зональность (поясность) растительного покрова таежно-гольцовых ландшафтов Буреинского нагорья

Схемы зональности (поясности) растительного покрова разных районов Буреинского нагорья приведены во многих работах (Сочава, 1934; Орлов, 1955; Пармузин, 1964; Манько, Розенберг, 1967; Никольская и др., 1969; Станюкович, 1973; Карта..., 1983; Осипов, 1990; Шлотгауэр, 1990, и др.). Так, В. Б. Сочава (1934) для северной части Буреинского хребта выделил высокогорный и лесной поясы, каждый из которых разделил на 2 полосы: 1-й — гипсохтонных тундр и кедрового стланика, 2-й — лесов с подлеском из кедрового стланика и заболоченных лиственничников с багульниковым покровом. Ю. И. Манько и В. А. Розенберг (1967) для Амуро-Амгуньского междуречья выделили 5 поясов: хвойно-широколиственных лесов, темнохвойных еловых и пихтово-еловых лесов, каменноберезняков, зарослей кедрового стланика, горных тундр. К. В. Станюкович (1973), основываясь на работах В. Б. Сочавы и А. Я. Орлова, для северной части Буреинского хребта выделил следующие 5 поясов: лиственничников, темнохвойной тайги с пятнами лиственничников, каменноберезняков, кедрового стланика, тундр. Согласно «Карте физико-географического районирования СССР» (1983), господствующими высотно-зональными ландшафтами Буреинского нагорья являются гольцовые холодно-пустынные, горно-тундровые (гольцовые), горные мерзлотно-таежные. С. Д. Шлотгауэр (1990) для 5 районов Буреинского нагорья привела схемы поясного распространения растительности, на которых показаны горные тундры, подгольцовые заросли кедрового стланика, аянские ельники, каменноберезняки, елово-лиственничные леса, лиственничные леса, смешанные леса с преобладанием мелколиственных пород, хвойно-широколиственные леса. С. В. Осипов (1990) для хр. Ям-Алинь привел горно-тундровый пояс, подгольцовый пояс, ниже — темнохвойно-лесной — на восточном макросклоне и летнехвойно-лесной с участием темнохвойных лесов — на западном. Имеющиеся в схемах различия вполне объяснимы особенностями районов исследования и особенностями интерпретации. Названные работы и собственные исследования позволяют предложить единую схему зональности (поясности) растительного покрова верхней части Буреинского нагорья.

В качестве основного критерия выделения растительных зон (поясов) верхней части Буреинского нагорья используется зональная растительность. На рассматриваемой территории зональная растительность и зональные местообитания приурочены главным образом к склонам нейтральной солярной экспозиции (восточно—юго-восточной и западной—северо-западной), так как другие элементы рельефа (вершины, северные и южные склоны, речные и троговые долины) имеют значительные мезоклиматические особенности. Зональные местообитания в основном приурочены к склонам крутизной 15—30°, так как в сильнорасчлененном рельефе верхней части Буреинского нагорья пологие склоны весьма редки, это либо склоновые шлейфы, для которых характерна аккумуляция веществ, поступающих с вышерасположенных участков, либо выпуклые привершинные части склонов, на которых складываются жесткий ветровой и гипертрофированный элювиальный режимы. Зональные местообитания имеют нормальный режим заснеженности, на участках снежных наносов и участках без снежного покрова формируются специфические незональные условия. Для зональных растительности и местообитаний характерно отсутствие нарушенности, как природной, так и антропогенной.

Зональность растительного покрова верхней части Буреинского нагорья выражена прежде всего в виде высотной (вертикальной) зональности (поясности). В самом обобщенном виде выделяются 2 пояса: таежный и гольцовый, в более детальном — 4, которые рассматриваются далее.

В верхней части таежного пояса зональными являются ельники (*Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.) и лиственничники (*Larix cajanderi* Mayr) на подбурах и бурых таежных почвах, расположенных на склонах западных и восточных румбов крутизной 15—30°. Сходные с ними по растительности и почвам ельники и лиственничники на подбурах и бурых таежных почвах расположены на надпойменных

речных террасах, южных и северных склонах, склонах круче 30°. Зональной не является следующая растительность. Литофитные агрегации и эпилитно-лишайниковые комбинации с крайне фрагментарными эмбриоземами, расположенные на курумовых склонах и сформировавшиеся после пожара или в результате «подрезания» склона рекой, образуют литосерию. Аллювиальные агрегации, семиагрегации и лиственные молодняки с фрагментарными поймоземами, пойменные лиственные леса на пойменных дерновых почвах являются стадиями пойменной псаммолитосерии. Мохово- и травяно-болотная растительность, а также сфагновые лиственничные редколесья на торфяных, торфяных мерзлотных и торфяно-глеевых почвах, расположенные на слабодренированных надпойменных речных террасах, представляют эдафический климакс. Сфагновые лиственничные редколесья на торфянистых мерзлотных почвах, расположенные на северных склонах крутизной 10—40°, являются топоэдафическим климаксом.

В подгольцовом поясе зональными являются заросли кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel), а также лиственничные и еловые редколесья на подбурах, расположенные на склонах западных и восточных румбов крутизной 15—30°. Сходные с ними по растительности и почвам лиственничные и еловые редколесья и заросли кедрового стланика (а также заросли кедрового стланика в сочетании с тундрами) на подбурах расположены на северных и южных склонах, надпойменных речных террасах, моренах, седловинах. В весьма близких к зональным условиям местообитания находятся каменноберезняки (*Betula lanata* (Regel) V. Vassil.) на склонах западных и восточных румбов крутизной 30—40°. Зональной не является следующая растительность. Литофитные агрегации и эпилитно-лишайниковые комбинации с крайне фрагментарными эмбриоземами, расположенные на курумовых склонах, образуют литосерию, эпилитно-лишайниковые комбинации иногда являются топоэдафическим климаксом. Аллювиальные агрегации и семиагрегации с фрагментарными поймоземами являются начальными стадиями пойменной пламмолитосерии. Луговая, редколесно-луговая и лугово-кустарниковая растительность на дерновых горно-луговых почвах, расположенная на южных склоновых шлейфах и в пойме, занимающая наиболее богатые минеральными веществами хорошо дренируемые и укрытые снегом участки, образует топоэдафический климакс. Мохово- и травяно-болотная растительность на торфяных, торфяных мерзлотных и торфяно-глеевых почвах, расположенная на слабодренированных надпойменных речных террасах и седловинах, представляет эдафический климакс. Тундровая кустарничково-лишайниковая растительность на подбурах и подзолах, на ветробойных малоснежных участках склонов и вершин является топографическим климаксом, и на курумовых склонах — стадией литосерии или топоэдафическим климаксом. Нивальная тундровая и кустарниковая растительность на подбурах, расположенная на склонах на участках снежных наносов, образует топографический климакс (формирование этой растительности во многом определяется длительным залеганием снежного покрова, поэтому в данном случае можно говорить об особом, нивально-топографическом или нивальном, типе климакса).

В горно-тундровом поясе зональной является тундровая растительность на тундровых подбурах, расположенная на склонах западных и восточных румбов крутизной 10—30°. Сходные с ними по растительности и почвам тундры расположены на вершинах и пологих привершинных склонах, на южных и северных склонах и на склонах крутизной 30—40°. Зональной не является следующая растительность. Литофитные агрегации и эпилитно-лишайниковые комбинации с крайне фрагментарными эмбриоземами, расположенные на курумовых склонах, образуют топоэдафический климакс. Мохово-болотная растительность на гольцовых террасах и плоских вершинах является эдафическим климаксом.

Несколько слов о поясе холодных гольцовых пустынь. Он наиболее четко выражен в приполярных и бореальных горах, где расположен между горно-тундровым и нивальным поясами, и является аналогом зоны полярных (арктических) пустынь и субнивального пояса (Куваев, 1961, 1985; Горчаковский, 1975). Согласно В. В. Кува-

еву (1985), Буреинское нагорье расположено на южной границе ареала пояса холодных гольцовых пустынь. Согласно «Карте физико-географического районирования СССР» (1983), гольцовые холодно-пустынные ландшафты являются одними из господствующих высотно-зональных ландшафтов Баджальско-Ям-Алиньской провинции. Оригинальные материалы показывают, что, с одной стороны, в изученных районах для зональных и близких к ним местообитаний, расположенных на высоте 2000 м над ур. м., вполне характерны тундровые сообщества и комбинации, т. е. тундры являются зональными экосистемами. Причем сомкнутый характер растительного покрова тундр (а также то, что на этих высотах постоянно присутствуют многие виды подгольцового пояса и нередко встречаются бореальные виды, в том числе лиственница, каменная береза, кедровый стланик) свидетельствуют о том, что 2000 м — не предел высотного простирания тундрового пояса. С другой стороны, на этих высотах широко распространена и занимает близкие к зональным местообитаниям эпилитно-лишайниковая растительность, что свидетельствует о близости пояса холодных гольцовых пустынь. Нивальный пояс на Буреинском нагорье не выражен. Современная снеговая линия (нижняя граница хионосферы), по B. Frenzel (цит. по: Казакова, 1976), расположена на высоте 2500 м, по А. М. Сазыкину (1994) — на высоте 2000—3800 м над ур. м., при том, что максимальные высоты составляют 2100—2300 (2370) м. По результатам натурных исследований А. М. Сазыкина (устное сообщение), снеговую линию, возможно, достигают наиболее высокие вершины Тайканского хребта. Изложенные данные свидетельствуют о том, что на наиболее высоких вершинах, особенно в северной части Буреинского нагорья, представлен пояс холодных гольцовых пустынь, где зональной является эпилитно-лишайниковая растительность. Ниже эпилитно-лишайниковая растительность является экстразональной и в одних случаях представляет собой топоэдафический климакс, в других — стадию литосерии.

Помимо высотно-зональных закономерностей на Буреинском нагорье намечаются зональные закономерности иного рода. Так, зональные и близкие к ним местообитания верхней части таежного пояса на восточном макросклоне нагорья в основном занимают ельники, в западной части нагорья — лиственничники. В подгольцовом поясе в южной и восточной частях рассматриваемой территории на близких к зональным местообитаниям наиболее крутых склонов постоянно представлены каменноберезняки. Травяные каменноберезняки, травяные кустарниковые заросли и луга придают подгольцовому поясу субальпийский оттенок (Крылов, Осипов, 1985; Осипов, 1990). Эти различия растительности обусловлены различиями океаничности—континентальности климата (которые связаны с орографией территории, положением относительно ближайших морей и некоторыми другими факторами) и являются проявлением барьерной или циркуляционной зональности (Гарцман, 1971, 1974).

Таким образом, схема зональности растительного покрова верхней части Буреинского нагорья выглядит следующим образом: таежный пояс лиственничных и еловых лесов — подгольцовый пояс зарослей кедрового стланика — гольцовый пояс кустарничково-лишайниковых тундр (или горно-тундровый пояс) — пояс холодных гольцовых пустынь. О высотном положении поясов в изученных районах отметим следующее. В северной части Ям-Алиня граница между таежным и подгольцовым поясами проходит на высоте 1300 м, между подгольцовым и горно-тундровым — 1500 м над ур. м. В центральной части Дуссе-Алиня эти границы расположены немного выше и находятся на высоте около 1400 и 1600 м над ур. м. Северный макросклон и водораздельная часть Баджальского хребта — район очень широкого распространения курумов, зональные растительность и местообитания здесь крайне фрагментарны. Но встречающиеся фрагменты зональных и близких к ним экосистем свидетельствуют о еще более высоком расположении поясных границ, их высотное положение приближенно можно оценить как 1500 и 1700 м соответственно. Столь значительное снижение границ с юга на север во многом связано с существенным влиянием, которое оказывает холодное Охотское море на климат северо-восточной части Буреинского нагорья.

Выявленные закономерности соответствуют дальневосточному континентальному типу поясности, который представлен в бореальной области и состоит из березово-

лиственничного субнеморально-таежного, елово-лиственничного таежного, кустарниково-кедровостланикового подгольцового и тундрового гольцового поясов (Крылов, 1991).

Благодарности

Я искренне благодарен Б. А. Юрцеву и С. С. Холоду за конструктивные замечания при оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Классификация растительности. Обзор принципов классификации и классификационных систем в разных геоботанических школах. Л., 1969. 277 с.

Александрова В. Д. Принципы зонального деления растительности Арктики // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 1. С. 3—21.

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л., 1977. 188 с.

Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 143 с.

Алехин В. В. Растительность СССР в ее основных зонах // Вальтер Г., Алехин В. Основы ботанической географии. М.; Л., 1936. С. 306—694.

Борисов А. А. Климатография Советского Союза. Л., 1970. 331 с.

Борисов А. А. Климаты СССР в прошлом, настоящем и будущем. Л., 1975. 432 с.

Вальтер Г. Общая геоботаника. М., 1982. 264 с.

Высоцкий Г. Н. Об оро-климатологических основах классификации почв // Почвоведение. 1906. № 1. С. 3—18.

Высоцкий Г. Н. О фито-топологических картах, способах их составления и их практическом значении // Почвоведение. 1909. № 2. С. 97—124.

Высоцкий Г. Н. Очерки о почвах и режиме грунтовых вод // Бюл. почвоведа. 1927. № 1—2. С. 5—13; № 3—4. С. 74—82; № 5—8. С. 104—119.

Высоцкий Г. Н. Этюды по гидрологическим основам почвоведения // Бюл. почвоведа. 1930. № 5—7. С. 10—34.

Высоцкий Г. Н. Водоразделы и увлажнение степей. М., 1937. 20 с.

Гарцман И. Н. Проблемы географической зональности и дискретность гидрометеорологических полей в горных условиях муссонного климата // Тр. Дальневосточного научно-исследовательского гидрометеорологического ин-та. Л., 1971. Вып. 35. С. 3—31.

Гарцман И. Н. Топология речных систем и проблемы географической зональности в географии и гидрологии // Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока. 1974. Вып. 44. С. 33—41.

Географический энциклопедический словарь. Понятия и термины. М., 1988. 432 с.

Глазовская М. А. Почвы мира. География почв. М., 1973. 429 с.

Голгофская К. Ю. К вопросу о комплексности растительности гор и классификации комплексов // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 6. С. 786—798.

Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М., 1975. 284 с.

Зональная растительность // Большая Советская Энциклопедия. М., 1972. Т. 9. С. 573.

Иванов Н. Н. Пояса континентальности земного шара // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1959. Т. 91. Вып. 5. С. 410—423.

Ивашинников Ю. К. Структурно-геоморфологические особенности строения и районирования юга Дальнего Востока // Вопросы географии и геоморфологии советского Дальнего Востока. Владивосток, 1992. С. 108—132.

Исаченко А. Г., Шляпников А. А. Природа мира: Ландшафты. М., 1989. 504 с.

Казакова Н. М. Сравнительный анализ распространения современного и древнего ледникового и мерзлотного рельефа Азии // География и палеогеография климоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 10—45.

Карпенко А. С. Карта годовых осадков: Врезка // Карта растительности бассейна Амура. Масштаб 1 : 2 500 000 / Под ред. В. Б. Сочавы. 1968.

Карта физико-географического районирования СССР. Масштаб 1 : 8 000 000 / Ред. Н. А. Гвоздецкий, Г. С. Самойлова. М., 1983.

Келлер Б. А. Главные типы и основные закономерности в растительности СССР // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 133—181.

Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и южного Казахстана. Ташкент, 1934. 480 с.

Красный Л. И. Геология региона Байкало-Амурской магистрали. М., 1980. 159 с.

Крылов А. Г. Зональность и поясность растительности советского Дальнего Востока // Структура растительного покрова и ботанико-географическое районирование советского Дальнего Востока: Отчет о научно-исследовательской работе. Владивосток, 1991. С. 5—12.

Крылов А. Г., Осипов С. В. Растительность субальпийско-подгольцового пояса хребта Ям-Алинь // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. Владивосток, 1985. С. 80—81.

Куваев В. В. К выделению пояса холодных каменных пустынь в горах севера Евразии // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 337—347.

Куваев В. В. Холодные гольцовые пустыни. М., 1985. 79 с.

Лавренко Е. М. Принципы и единицы геоботанического районирования // Геоботаническое районирование СССР. М.; Л., 1947. С. 9—13.

Лавренко Е. М. Об очередных задачах изучения географии растительного покрова в связи с ботанико-географическим районированием СССР // Основные проблемы современной геоботаники. Л., 1968. С. 45—69.

Ливеровский Ю. А. Основные почвенно-географические понятия // Почвенные географические и ландшафтно-геохимические исследования для целей сельского хозяйства. М., 1964. С. 3—24.

Манько Ю. И., Розенберг В. А. Очерк растительности междуречья Амур-Амгунь // Комаровские чтения. Владивосток, 1967. Вып. 14. С. 59—86.

Никольская В. В., Тимофеев Д. А., Чичагов В. П. Природное районирование // Южная часть Дальнего Востока. М., 1969. С. 301—344.

Орлов А. Я. Хвойные леса Амгунь-Буреинского междуречья. М., 1955. 208 с.

Осипов С. В. Растительный покров подгольцового пояса хребта Ям-Алинь: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1990. 22 с.

Павлов Н. В. Ботаническая география СССР. Алма-Ата, 1948. 712 с.

Пармузин Ю. П. Физико-географическое районирование Дальнего Востока // Матер. по физико-географическому районированию СССР (Сибирь и Дальний Восток). М., 1964. С. 130—233.

Петров Е. С. Климатическое районирование Хабаровского края // Вопросы эволюции ландшафтов юга Дальнего Востока. Хабаровск, 1973. С. 70—93.

Полозова Л. Г. О характеристике континентальности климата // Изв. Всесоюз. геогр. об-ва. 1954. Т. 86. Вып. 5. С. 412—422.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов. М., 1981. 232 с.

Сазыкин А. М. Гляциальная геоморфология Буреинского нагорья: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Владивосток, 1994. 24 с.

Скрыльник Г. П., Скрыльник Т. А. Характеристика континентальности Дальнего Востока // География и палеогеография климоморфогенеза. Владивосток, 1976. С. 46—51.

Соколов И. А. Зональный спектр автономных почв и его эколого-генетический анализ // Почвоведение. 1988. № 3. С. 15—27.

Соколов И. А. Теоретические проблемы генетического почвоведения. Новосибирск, 1993. 232 с.

Сочава В. Б. Растительный покров Буреинского хребта к северу от Дульниканского перевала // Амгунь-Селемджинская экспедиция Академии Наук СССР. Л., 1934. Ч. 1. С. 109—242.

Справочник по климату СССР. Л., 1968. Вып. 25. Ч. 4. 275 с.

Станюкович К. В. Растительность гор СССР (ботанико-географический очерк). Душанбе, 1973. 416 с.

Сурова Н. А. Зимний режим и снежный покров межгорных понижений Нижнего Приамурья (районов, тяготеющих к трассе БАМ) // Локальные контрасты в геосистемах. Владивосток, 1977. С. 136—155.

Тектоническая карта Дальнего Востока и сопредельных районов (на формационной основе). Масштаб 1 : 2 000 000 / Глав. ред. Ю. А. Косыгин, Л. М. Парфенов. М., 1978. 8 л.

Шенников А. П. К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР // Геоботаника. М.; Л., 1940. Вып. 4. С. 35—46.

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Шлотгауэр С. Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М., 1990. 225 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 440 с.

Юрцев Б. А. Ботанико-географический очерк индигирского склона горного узла Сунтар-Хаята (Восточная Якутия) // Геоботаника. М.; Л., 1964. Вып. 16. С. 3—82.

Cauboue M., Strong W. L., Archambault L., Sims R. A. Terminology of ecological land classification in Canada. Quebec, 1996. 62 p.

Daubenmire R. Plant communities. A textbook of plant synecology. N. Y.; Evanston; London, 1968. 300 p.

Mac Kinnon A., Meidinger D., Klinka K. Use of the biogeoclimatic ecosystem classification in British Columbia // Forestry Chronicle. 1992. Vol. 68. N 1. P. 100—120.

Mueller-Dombois D., Ellenberg H. Aims and methods of vegetation ecology. New York etc., 1974. 550 p.

Pojar J., Klinka K., Meidinger D. V. Biogeoclimatic ecosystem classification in British Columbia // For. Ecol. Manag. 1987. Vol. 22. P. 119—154.

SUMMARY

The concept of the zonal site (zonal ecotope) is an important tool for investigation of zonality in mountain and other most heterogenous areas. Zonal sites are the sites, where the ecological conditions are to the maximum extent determined by the modern macroclimate. Zonal sites and zonal vegetation are revealed for the upper part of Bureya Highland (Russian Far East, the Amur-Uda interfluve). The scheme of the vegetation zonality for the region is as follows: the taiga belt of larch (*Larix cajanderi*) and spruce (*Picea ajanensis*) forests — the podgoltsy belt of dwarfpine (*Pinus pumila*) thickets — the goltsy belt of undershrub-lichen tundra — the goltsy cold desert belt.

УДК 561.623.2 : 551.782(571.63) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 4

© **Б. И. Павлюткин**

НЕОГЕНОВЫЕ ВИДЫ *SALIX* И *CHOSENIA* (*SALICACEAE*) ПРИМОРЬЯ, ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ

B. I. PAVLYUTKIN. NEOGENE *SALIX* AND *CHOSENIA* (*SALICACEAE*) OF PRIMORYE, RUSSIAN FAR EAST

Дальневосточный геологический институт РАН
690022 Владивосток, пр. 100-летия, 159
факс (4232)317847
e-mail:fegi@online.marine.su
Поступила 07.09.2000

Дана оценка роли ив в растительных сообществах неогена Приморья. Приведено описание (по отпечаткам листьев) ископаемых видов, включая новые: *Salix baikovskajae* Povlyutkin и *Chosenia primorica* Pavlyutkin.

Ключевые слова: *Salix*, *Chosenia*, неоген, Приморье.

В составе ископаемых третичных флор Приморья отпечатки листьев ив обычно фиксируются в отложениях, начиная с олигоценового возраста. В более ранних, среднепозднеэоценовых, флорах угловской, надеждинской и усть-давыдовской свит п-ва Речной, наиболее хорошо изученных, ивы отмечаются редко. Так, А. Г. Аблаев приводит описание и изображение отпечатков листьев *Salix* sp. из эоценовой болотнинской флоры юга Приморья (Аблаев, 2000 : 38; табл. 8; фиг. 5, 6). В споро-во-пыльцевых спектрах из указанных свит пыльца *Salix* присутствует также с оценкой обилия не выше «единично». Похожая картина наблюдается в эоценовых листовых флорах других регионов Дальнего Востока: Сахалина (Борсук, 1956; Кодрул, 1999), Камчатки (Буданцев, 1997), Хоккайдо (Tanai, 1970). Следовательно, ивы как заметный компонент лесных сообществ Приморья в большей степени присущи флорам миоцена, известным под названием тургайских.

Однако на ранних этапах развития тургайской флоры на территории Приморья роль представителей рода *Salix* в растительном покрове, вероятно, была еще незначительной. Так, в составе весьма внушительной (более тысячи экземпляров) коллекции флоры Краскино (Аблаев, Васильев, 1998) обнаружены всего 2 отпечатка листьев, описанных как *Salix* sp. Нет ни одного отпечатка листьев ив в собранной мною коллекции (более 500 экземпляров) из того же местонахождения. Аналогичная картина наблюдается и в однотипной с краскинской и, вероятно, одновозрастной ей флоре Реттиховки. Согласно данным Р. С. Климовой, в списочном составе реттиховской флоры упоминается лишь *Salix* sp. (Климова и др., 1977). В моей коллекции из этого местонахождения обнаружены 2 фрагмента отпечатков листьев ивы, принадлежащие, вероятно, к 2 разным морфотипам.

Во флоре Синего Утеса, изученной в 1930-х годах А. Н. Криштофовичем, ивы отсутствуют (Криштофович, 1966). Среди почти 300 отпечатков высших растений,



Рис. 1. Местонахождения цитируемых неогеновых флор Приморья.

собранных мною в 1999 г. из той же толщи в районе Синего Утеса, установлено 5 неполностью сохранившихся отпечатков листьев ив. 2 из них удовлетворительной сохранности фигурируют в данной работе как *Salix* sp.$_{1,2}$. Весьма скромно представлены ивы и в среднемиоценовой (позднемиоценовой?) флоре западного побережья оз. Ханка (слои с *Fagus chankaica*). По данным А. Г. Аблаева, здесь обнаружены единичные отпечатки листьев ивы, отнесенные им к *S. tohgcheonensis* Huzioka (Аблаев и др., 1994).

В позднемиоценовых флорах усть-суйфунского типа степень участия ив в тафоценозах весьма изменчива. В частности, Т. Н. Байковская (1974) из довольно обширной коллекции усть-суйфунской флоры (10 местонахождений) приводит описание всего лишь 2 видов: *Salix masamunei* Matsuo и *Salix* sp. По моим данным, в наиболее представительных комплексах усть-суйфунской флоры, приуроченных к осадкам старичных фаций, ивы также играют незначительную роль, а в некоторых отсутствуют вообще. Так, довольно представительные коллекции из местонахождений 4130, 9032 (рис. 1), насчитывающие более чем по 300 экз. каждая, не содержат ни одного отпечатка листьев ив. Вместе с тем ими бывают переполнены тонкие прослои туфоалевролитов в составе грубообломочных толщ. Подобные тафоценозы обнаружены мною в стратотипическом разрезе усть-суйфунской свиты (Дубки, 9201; рис. 1).

Возможно, такая неравномерность связана с палеоэкологическими условиями. В обрамлении тенистых берегов стариц и проток, с осадками которых связаны основные местонахождения усть-суйфунской флоры, у ив как предельно светолюбивых растений не было соответствующих условий, здесь они выполняют роль скромных ингредиентов в структурах тафоценозов. Однако при боковой миграции русла палео-рек перманентно возникали благоприятные ниши для заселения их ивами. Несмотря на их недолговечность, ивы как быстрорастущие породы успевали при благоприятных условиях оставить свой след в прирусловых наилках в виде почти монотонных ископаемых скоплений листьев лишь с незначительным участием ольхи и тополей. Такие захоронения обычно не связаны со сколько-нибудь дальним переносом материала.

Ситуация коренным образом изменилась в позднем плиоцене—эоплейстоцене. После отчетливо проявившейся фазы аридизации климата, обусловившей формирование маломощной пачки красноцветных отложений преимущественно делювиально-пролювиального типа (Павлюткин, 1995), лишенной каких-либо органических остатков, облик растительного покрова территории кардинально изменился. Сомкнутые леса позднетургайского типа с обилием сосновых, таксодиевых, березовых, ореховых, буковых распались, уступив место так называемым дальневосточным дубравам. На территории Западного Приморья появились обширные безлесные пространства, а в Приханкайской низменности в долинах рек сформировались леса галерейного типа.

Наступившее эоплейстоценовое похолодание вызвало исчезновение таксодиевых, миграцию к югу некоторых относительно термофильных березовых, ореховых, буковых и обусловило миграцию в южные районы Дальнего Востока многих северобореальных элементов. В долинах рек сформировались ивово-чозениевые сообщества. В. Н. Васильев (1958), основываясь на общих представлениях об эволюции растительного покрова в позднем кайнозое в умеренных широтах, указал на геологическую молодость таких ассоциаций. В ландшафтно-геоморфологическом отношении они приурочены непосредственно к руслам рек и пойменным террасам; листовой опад их аккумулировался в осадках старичных понижений, определяя облик тафоценозов, связанных с толщей галечников суйфунской свиты, возраст которой отвечает эоплейстоцену (Павлюткин, 1997, 1998).

Ниже приводится описание (по отпечаткам листьев) неогеновых *Salix* и *Chosenia* Приморья. Местонахождения цитируемых неогеновых флор указаны на рис. 1.

Salix triandroides Cheleb.
Табл. I, *1*, *2*

Salix triandroides Cheleb. 1978, Миоцен. фл. Вост. Камчатки : 52, табл. 28, фиг. *1—8*, рис. 17, *1—5*. — *S. varians* auct. non Goepp., Пнева, Шварева 1976, в кн: Миоцен Мамонтовой Горы : 100, табл. 6, фиг. *2*, табл. 15, фиг. *6*, табл. 16, фиг. *1*, *2*, табл. 23, фиг. *3*, *4*, табл. 45, фиг. *5*, табл. 49, фиг. *3*, табл. 50, фиг. *5*, *6*, табл. 51, фиг. *5*. — *Salix* sp., Байковская 1974, Верхнемиоцен. фл. Южн. Приморья : 42, табл. 2, фиг. *14*, *15*.

Голотип: отпечаток листа, кол. ИВ, обр. 20317/26В; средний миоцен, Вост. Камчатка, Челебаева 1978, l. c. : табл. 28, фиг. *1*, *2*, рис. 17, *3*.

Вид выделен А. И. Челебаевой (1978) в среднемиоценовых флорах медвежкинской и классической свит Восточной Камчатки. В настоящее время, согласно письменному сообщению И. А. Ильинской, в состав вида включены отпечатки листьев из флоры Мамонтовой Горы, ранее описанные sub nom. *Salix varians* Goepp. (Миоцен..., 1976). По моему мнению, к *S. triandroides* следует отнести также отпечатки, фигурирующие в работе Байковской (1974) как *Salix* sp.

Экземпляры *S. triandroides* из усть-суйфунской флоры имеют крупные размеры (до 18 см дл. и 5 см шир.). Форма листьев ланцетно-продолговатая с широкоокруглым основанием и длинно заостренной верхушкой. Край мелкопильчатый от основания до верхушки. Зубчики частые (5—6 на 1 см края) с прямой или слегка выпуклой внешней стороной и очень короткой внутренней, увенчаны железками. Главная жилка толщиной 1.2 мм (при основании листа) слегка дуговидно изогнута. Боковые жилки (до 24—25 пар) отходят нерегулярно (в нижней трети листа они сближены) под углом 70—75° в основании и 60° в верхней части пластинки. В нижней части листа боковые жилки следуют до середины полупластинки, почти не изгибаясь, затем плавно, и у края листа резко отгибаются кверху, но в верхней половине листа боковые жилки круто изгибаются, начиная уже с середины полупластинки. Каждая из боковых жилок соединяется с вышерасположенной соседней через серию последовательно уменьшающихся петель, от которых отходят тонкие веточки в краевые зубчики. В нижней части листа вставочные жилки отмечаются нерегулярно в количестве одной на интервал, в верхней половине их число в каждом интервале возрастает до 3—4. Они

достигают середины полупластинки и здесь теряются, соединяясь с третичными жилками. Последние ориентированы косо по отношению к боковым и почти перпендикулярны главной жилке.

Материал: кол. 9017-1, обр. 6, кол. 9154, обр. 17.

Местонахождения: средний миоцен, медвежкинская и классическая свиты, Залив Корфа, Вост. Камчатка; средний миоцен, Мамонтова Гора (Республика Саха-Якутия); верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Дубки (Южное Приморье).

Salix akitaensis Huzioka et Uemura
Табл. I, *3*, *4*

S. akitaensis Hyzioka et Uemura 1974, Bull. Natn. Mus. Tokyo, 17, 4 : 346, tab. 3, fig. *1*.

Голотип: отпечаток листа, кол. AKMG, обр. 7508; верхний миоцен, Shimoshinden, Northeastern Honshu (Япония), Huzioka, Uemura, 1974, l. c.: tab. 3, fig. *1*.

Тип вида описан в составе группы флор Sanzugawa (Huzioka, Uemura, 1974). Сопоставляемый с ним единственный экземпляр из усть-суйфунской флоры представляет собой лист узкоклиновидной формы (13.5 см дл. и 1.8 см шир.) с округлым основанием, от которого сразу же начинается постепенное сужение к верхушке с плавным переходом в оттянутый кончик, частично обломанный. Край неясно зубчатый; зубчики низкие, ступенчатые, в числе 7 на 1 см края. Средняя жилка (0.5 мм при основании листа) прямая с продольной штриховкой. Боковые жилки (более 20 пар) в 4—5 раз тоньше средней в основании листа, отходят более или менее регулярно под углом 60—70°, затем примерно в середине полупластинки резко изгибаются кверху и скользят вдоль края, формируя серию последовательно уменьшающихся петель с вышерасположенной жилкой. Вставочные жилки тонкие; третичные слабо заметные, редкие, субперпендикулярные к боковым.

Авторы вида сближают ископаемую *S. akitaensis* с современными *S. udensis* Trautv. et. Mey. и *S. koriyanagi* Kimura.

Материал: кол. 9017, обр. 117.

Местонахождение: верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Вольно-Надеждинское (Южное Приморье).

Salix vimenoides Cheleb.
Табл. I, *5*, рис. 2, *1—3*

S. vimenoides Cheleb. 1978, Миоцен. фл. Вост. Камчатки : 51, табл. 6, фиг. *1—5*, табл. 23, фиг. *4*, рис. 16, *1—3*.

Голотип: отпечаток листа, кол. ИВ, обр. 511/72; средний миоцен, медвежкинская свита, Залив Корфа (Восточная Камчатка), Челебаева, 1978, l. c. : табл. 6, фиг. 1, рис. 16, *1*.

В коллекции из усть-суйфунской свиты (местонахождение Дубки) присутствуют отпечатки листьев ивы до 10 см дл. и 2—3.9 см шир., узкояйцевидные, продолговато-ланцетные с максимальной шириной ниже середины листа, с округлым чуть выемчатым у черешка основанием и равномерно суженной, заостренной верхушкой. Край неясно городчатый или почти цельный. Сеть жилок, включая третичные, глубоко вдавлена и очень четко выражена. Боковые жилки нерегулярные, отходят под открытым (70—80°) углом, уменьшающимся вблизи верхушки до 50—60°, и вначале плавно, а затем вблизи края резко изгибаются кверху, образуя серию постепенно уменьшающихся петель с соседней вышерасположенной жилкой. Вставочные жилки (1—4 в каждом интервале) протягиваются до середины полупластинки, но чаще заканчиваются раньше, соединяясь с боковыми. Третичные жилки в верхней и средней частях пластинки перпендикулярны к главной жилке, а в нижней части, особенно вдоль периферии листа, перпендикулярны боковым. Черешок длиной около 1 см, не толще главной жилки при основании листа.

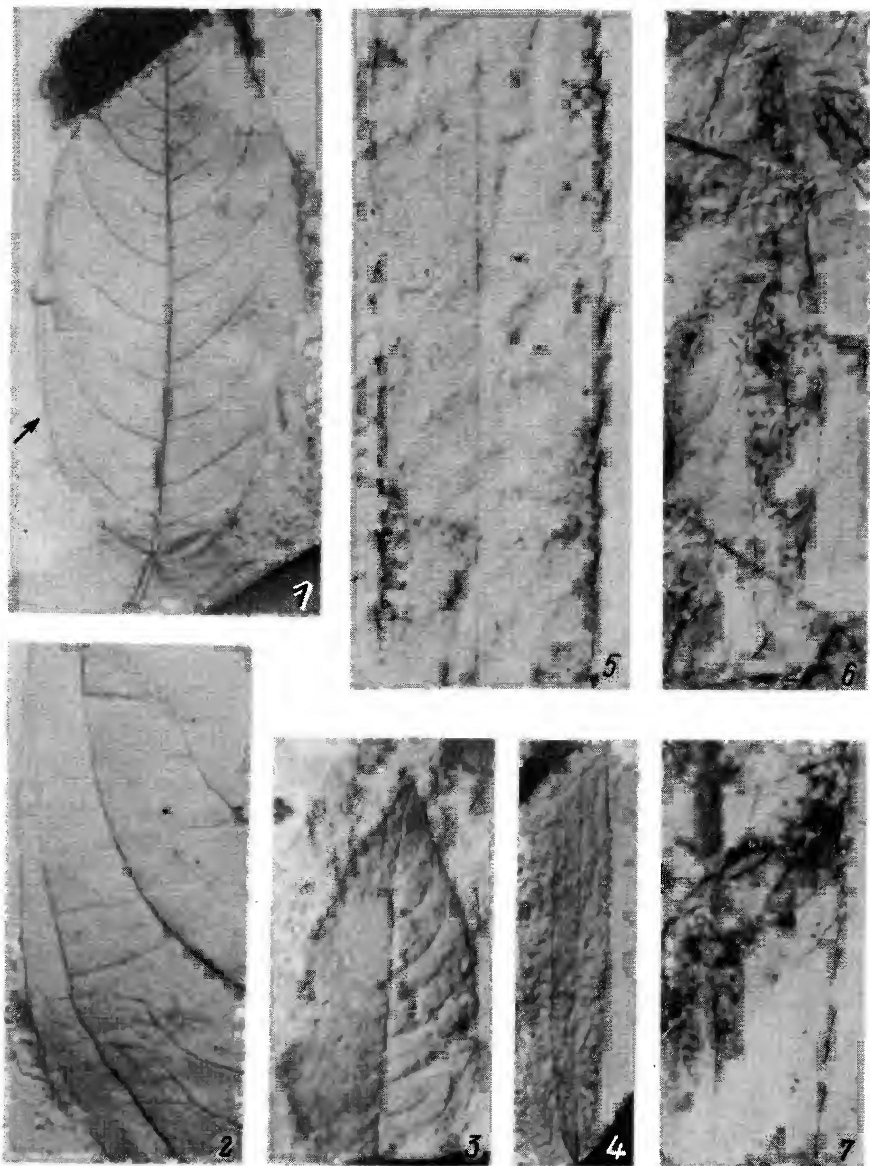


Рис. 2. *1—3 — Salix vimenoides*, кол. 9201: *1* — обр. 1, *2* — то же, ×2.5, *3* — обр. 16, *4—7* — *Salix* cf. *hokkaidoensis*, кол. 9200-5: *4* — обр. 2, *5* — то же, ×4, *6* — обр. 5, *7* — то же, ×3.5.

Усть-суйфунские экземпляры по основным признакам весьма похожи на отпечатки *S. vimenoides* из медвежкинской и классической свит Восточной Камчатки. Челебаева (1978) сравнивает данный ископаемый вид с современными ивами *S. udensis* Trautv. et Mey и *S. schwerinii* E. Wolf.

Материал: кол. 9201, обр. 1, 14, 16.

Местонахождения: средний миоцен, медвежкинская и классическая свиты, Залив Корфа (Восточная Камчатка); верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Дубки (Южное Приморье).

Salix cf. *hokkaidoensis* Tanai et Suzuki
Рис. 2, *4—7*

S. hokkaidoensis Tanai et Suzuki 1965, Palaeont. Soc. Japan, Spec. Pap. 10 : 9, tab. 15, fig. *6*, tab. 16, fig. *7*; Huzioka, Uemura 1974, Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo, 17, 4 : 347, tab. 3, fig. *10*; Uemura, 1988, Late Miocene Fl. NE Honshu : 136. — *S. masamunei* auct. non Matsuo, Байковская 1974 : табл. 2, фиг. *3*, *5*.

Голотип: отпечаток листа, кол. UHMP, обр. 25618, верх. миоцен, Shanabuchi, Northeast Hokkaido (Япония), Tanai, Suzuki, 1965, l. c. : tab. 15, fig. *6*.

В коллекции из грубообломочной подбазальтовой толщи Синего Утеса мною обнаружены отпечатки листьев ивы, в наибольшей степени похожие на *Salix hokkaidoensis*. Листья по очертаниям линейные или линейно-ланцетные до 10 см дл. и около 1 см шир., с округлым, округло-клиновидным основанием и постепенно суженной, острой верхушкой. Край мелкопильчатый на всем протяжении; зубчики (6 на 1 см края) заостренные, вверх направленные; на некоторых различимы железки. Главная жилка толщиной около 0.8 мм в основании листа, нерезко выдающаяся снизу; боковые жилки (до 15 пар) тонкие, отходят более или менее регулярно под углом 40—50°, но затем быстро изгибаются кверху и далее следуют в направлении края уже под углом 20—30° к средней жилке. Вблизи края они еще более истончаются и каждая соединяется через серию смежных петель с соседней вышерасположенной жилкой, посылая тонкие ответвления в зубцы. Вставочные жилки такие же тонкие, как и боковые, редко протягиваются далее середины полупластинки, но обычно теряются раньше среди третичных жилок. Последние видны нечетко только местами у края, они перпендикулярны главной жилке. Лист, по-видимому, был опушен.

Сходство наших отпечатков с типовым материалом *S. hokkaidoensis* достаточно велико, хотя форма у них не продолговато-узколанцетная, а почти линейная. Как следствие, у них большее число боковых жилок, кроме того, основание выглядит более широко закругленным, а зубчики расположены чаще. Указанные отличия, хотя и ограничивают степень идентичности типовому материалу символом подобия, но все же на мой взгляд, недостаточны для выделения на базе Приморских отпечатков нового таксона. Как известно, авторы вида (Tanai, Suzuki, 1965) указывали на его сходство с современными *S. koriyanagi* Kimura и *S. gilgiana* Seemen, произрастающими на территории Японии и Кореи. У наших листьев больше сходство с современной *S. miyabeana* Seemen (и включаемой в ее состав *S. dahurica* Turcz. et Laksch.). Однако следует заметить, что все перечисленные современные виды морфологически (по листьям) близки. Систематиками они помещаются в одну секцию *Helix* Dumort. (Скворцов, 1968).

Материал: кол. 9200-5, обр. 2, 5.

Местонахождения: миоцен, подбазальтовая толща, Синий Утес (Юго-Западное Приморье); верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Дубки (Южное Приморье).

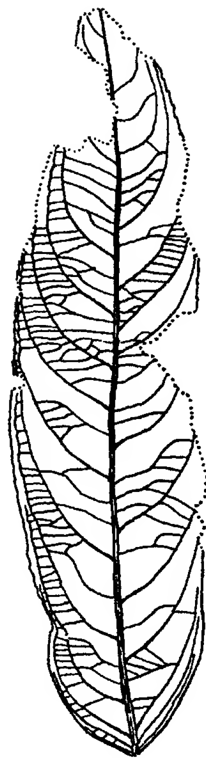
Salix baikovskajae Pavlyutkin sp. nov.
Табл. II, *3—7*; рис. 3

Leaves oblong, up to 12.5 cm long (estimated) and to 2.8 cm up, with cut base, subparallel lateral sides and acuminate apex; net of veins, including tertiaries, clear-cut; midrib to 1 mm thick, straight or slightly undulate; secondaries (about 15 pairs) irregular, diverge at angle 60—70°, then curve up and slide along the margin looping with adjacent vein, sending short nerves into teeth; lower pair of secondaries diverges at angle about 45° and plays looks like basal one; lower are two pairs of «infrabasal» nerves; intercalary veins (2—3 in every areole bend abruptly before fusing secondaries, reach middle of half-blade; margin irregulary dentate; in lower half of leaf they are indistinctly crenate.

Holotype: leaf imprint, South Primorye, Dubki, Upper Miocene, Coll. FEGI 9201, specimen 3, tab. 3, fig. *3—5*, text — fig. 2.

Листья продолговатые с параллельными или слегка расходящимися к верхушке сторонами с округлым или клиновидно-округлым основанием и заостренной верхуш-

Рис. 3. *Salix baikovskajae* Pavlyuktin sp. nov., кол. 9201, обр. 3 (голотип), × 1.0.



кой. Край в нижней половине листа неясно-зубчатый с низкими ступенчатыми зубцами, выше зубчатость более отчетливо проявлена; зубцы с длинной почти прямой внешней стороной и короткой прямой внутренней с железками на кончиках. Число зубцов в верхней половине листа достигает 5—7 на 1 см края. Сеть жилок, включая третичные, четко выраженная, глубоко вдавленная. Главная жилка толщиной около 1 м в основании листа, прямая или слегка изогнутая; боковые (около 15 пар) отходят под углом 60—70°, далее круто изгибаются кверху и скользят вдоль края, постепенно приближаясь к нему и формируя каждая серию смежных петель с вышерасположенной боковой жилкой. От петель отходят тонкие веточки в краевые зубчики. Нижняя пара боковых жилок ответвляется под более острым углом (40—45°) и несколько напоминает базальную, ниже еще 2 пары «инфрабазальных» жилок, скользящих вдоль края параллельно ему. Эти 3 пары соединяются поперечными третичными жилками по типу лестничных анастомозов. Почти в каждом интервале 2—3 вставочные жилки, соединяющиеся после резкого изгиба книзу с боковыми жилками. Последние тонкие нитевидные, перпендикулярные главной жилке или слегка отклоненные. Жилки четвертого порядка слабо различимы, они формируют тетрагональные ячейки.

Голотип: отпечаток листа, кол. 9201, обр. 3 (табл. II, *3—5*; рис. 3), Дальневосточный геологический ин-т ДВО РАН; верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Дубки (Южное Приморье).

Вид назван в честь палеоботаника Т. Н. Байковской.

Замечание. Похожие отпечатки из усть-суйфунской флоры отнесены Байковской (1974 : табл. 2, фиг. *3*, *5*) к *Salix masamunei* Matsuo, хотя и с обоснованной, на мой взгляд, оговоркой, что они близки и даже тождественны японской ископаемой *S. hokkaidoensis*.

Salix ex gr. *integra* Goepp.
Табл. II, *1*, *2*

S. integra Goepp. 1855, Tert. Fl. Schössnitz : 25, tab. 19, fig. *1—16*.

В коллекции из стратотипа усть-суйфунской свиты (Дубки) обнаружен небольшой (4.8 см дл. и 1.4 см шир.) цельнокрайный лист ивы, сопоставимый по основным характеристикам с некоторыми типовыми экземплярами *S. integra* (Goeppert, 1855 : tab. 19, fig. *2*, *7*, *8*). Форма листа узкоэллиптическая, заостренная, с клиновидным основанием и почти симметричной ему верхушкой. Главная жилка слегка извилистая, довольно толстая (0.8 мм в основании), но сильно истончающаяся к верхушке с тонкой продольной штриховкой. Боковые жилки (11—12 пар) очень тонкие, отходят с некоторой нерегулярностью под углом 45—55°, более или менее равномерно изгибаются кверху и соединяются каждая с вышерасположенной соседней жилкой, образуя серию смежных уменьшающихся в размерах петель. Вставочные жилки присутствуют лишь в отдельных аренах, они короткие и редко достигают середины полупластинки. Третичные жилки с трудом различимы, лишь на отдельных участках заметно, что они субперпендикулярны боковым. Текстура тонкая; лист, похоже, имеет сплошное опушение, маскирующее сеть жилок.

Усть-суйфунский отпечаток рассматривается мною в составе вида *S. integra*, который, скорее всего, является сборным, судя по протологу. В первоописание включены листья (как минимум) 2 морфотипов: овальные с низким листовым индек-

сом, весьма напоминающие листья современной *S. coesia* Vill. и ланцетно-удлиненные, похожие на современную *S. repens* L. Оба современных вида имеют ареал, связанный с территорией Западной Европы (Hegi, 1912). Усть-суйфунский экземпляр в наибольшей степени соответствует образцам второго морфотипа *S. integra*.

Сам Goeppert соотносил *S. integra* с современной *S. repens*, но в Восточной Европе, в Сибири и на Дальнем Востоке распространены морфологически близкие ивы *S. rosmarinifolia* L. и *S. brachypoda* (Trautv. et Mey.) Kom., входящие в ту же секцию *Incubaceae* Kern.

З а м е ч а н и е. Эпитет «integra» на момент описания вида был уже занят и потому его использование, исходя из современных требований МКБН (Токийский кодекс, ст. 11.4, 13.1, 53.1), вообще говоря, незаконно, поскольку ископаемый вид базируется на другом типе.

М а т е р и а л: кол. 9201, обр. 19.

В состав вида, вероятно, следовало бы включить отпечатки листьев, отнесенные Байковской (1974) к *Populus americana* (Lesq.) LaMotte (табл. 2, фиг. *10—12*, табл. 3, фиг. *2—8*, табл. 28, фиг. *1*, *2*). Перечисленные образцы отличаются от типовых экземпляров североамериканского ископаемого тополя отсутствием четко выраженной пары базальных жилок, продолговатой формой листа и типом зубчатости. У *P. americana* зубцы с выпуклыми, слегка округлыми сторонами, они компактно располагаются вдоль края. Однако из-за невысокого качества фотоизображений, отсутствия зарисовок и невозможности просмотра оригиналов упомянутых выше образцов из коллекции Байковской я пока воздерживаюсь от их включения в синонимику нового вида. Это касается и отпечатка листа, отнесенного Байковской (1974 : табл. 2, фиг. 4) к *Salix masamunei*.

Из других ископаемых видов ив изученные листья похожи на *S. parasachalinensis* Tanai et Suzuki (Tanai, Suzuki, 1965 : p. p. quoad tab. 2, fig. *5*), но этот отпечаток, хотя он и включен в первоописание вида, отличается от его типового образца по рисунку жилок, к тому же он с цельным краем. Имеется сходство у нашего вида с отпечатком листа ивы с несохранившимся основанием из миоцена Колумбийского Плато (Chaney, Axelrod, 1959 : tab. 19, fig. *7*), фигурирующим под названием *Salix hesperia* (Knowlton) Condit. Значительное сходство по форме листа, типу жилкования и конфигурации края отмечается и с *S. lavateri* Al. Braun sensu A. Hollick (1936 : tab. 34, fig. 7, *a*, *b*). Отпечатки из третичных отложений Аляски имеют меньшие размеры и несколько низбегающую на черешок пластинку. От листьев, похожих по рисунку жилок 2-го и 3-го порядков *S. itelmenensis* Cheleb., представляемый вид отличается линейно-вытянутой формой листьев, отсутствием низбегания пластинки на черешок и формой зубцов.

Среди современных видов ив близких аналогов не найдено. По форме листа и рисунку жилок сходство проявляется с узколистными формами *S. gracilistyla* Miq., распространенной на юге Дальнего Востока, включая Японию, Корею, Северо-Восточный Китай.

М а т е р и а л: кол. 9201, обр. 2, 3 (голотип), 7; кол. 9017, обр. 273, 375, 510.

М е с т о н а х о ж д е н и е: верхний миоцен, усть-суйфунская свита, Дубки, Вольно-Надеждинское (Южное Приморье).

Salix sp.₁

Табл. III, *5*, *6*

Лист с несохранившейся нижней частью, обратнояйцевидный с закругленной верхушкой, около 6 см дл. (по реконструкции) и 2.8 см шир. Край прижато-пильчатый; на концах зубчиков железки. Боковые жилки, несколько низбегающие на главную, отходят от нее с некоторой неупорядоченностью под углом 30—45° и поднимаются высоко вверх, скользя вдоль края и образуя серию последовательных петель с вышерасположенной жилкой. Вставочные жилки отмечаются лишь в отдельных интервалах. Третичные жилки плохо различимы, они субперпендикулярны боковым.

Материал: кол. 9200-2, обр. 24.

Местонахождение: миоцен, синеутесовская свита, Синий Утес (Юго-Западное Приморье).

Salix sp.$_2$
Табл. III, *7*

Лист с несохранившейся верхней частью, 3 см шир. и, видимо, не менее 8—9 см дл., с округлым основанием, несколько несимметричным, с мощной (1.5 мм) средней жилкой, дуговидно изогнутой, цельнокрайный. Боковые жилки отходят под открытым (60—80°) углом, равномерно изгибаются кверху и следуют в направлении края, формируя каждая серию последовательно уменьшающихся петель с вышерасположенной боковой жилкой. Вставочные жилки (1—2 в каждом интервале) прослеживаются иногда далее середины полупластинки, но чаще не достигают ее. Третичные жилки перпендикулярны боковым и выражены нечетко. Черешок обломан. Похоже, что данный отпечаток, как и отнесенный к *Salix* sp.$_1$, не принадлежат к аллювиальной группе ив (по классификации А. К. Скворцова), для которых характерна узколистность.

Материал: кол. 9200-2, обр. 69.

Местонахождение: миоцен, синеутесовская свита, Синий Утес (Юго-Западное Приморье).

Chosenia primorica Pavlyuthin sp. nov.
Табл. III, *1—4*

Leaves lanceolate, oblong-lanceolate with cuneate decurrent base and slightly obtuse apex with acuminate tip. Net of nerveius obscure; secondaries (to 10—11 pairs) irregular not strictly parallel, diverge at angle 50—60°, sometimes bifurcate and form at margin 1—2 loops; intercalary veins irregular, shortend; tertiaries indistinct, form network; margin entire or serrate in upper part of blade; petiole 1—5 mm long.

Holotype: leaf imprint, Southwestern Primorye, Siniy Utes, Miocene; Coll. FEGI 9200—5, specimen 4. tab. III, *1*, *2*.

Листья мелкие (3.5—5.5 см дл. и 1.1—1.3 см шир.) ланцетные, продолговато-ланцетные, обратно-ланцетные с клиновидным, низбегающим на черешок основанием, быстро сужающейся верхушкой и с острым кончиком. Край цельный или с редкими зубчиками в верхней половине листа. Сеть жилок выражена нерезко. Боковые жилки (до 10—11 пар) нерегулярные, не строго параллельные с уклонениями в очертаниях, иногда бифуркирующие в середине полупластинки. Они отходят под углом 50—60°, затем равномерно изгибаются кверху и вблизи края или на некотором удалении от него образуют каждая 1—2 петли с вышерасположенной жилкой, а не серию последовательно уменьшающихся петель, как у листьев большинства ив. Нижняя пара скользит вдоль края параллельно ему и характеризуется острым (около 30°) углом отхождения. Вставочные жилки редкие, короткие. Третичные жилки не образуют четко выраженных поперечных анастомозов; тип жилкования близок к сетчатому. Черешок короткий 1—5 мм.

Голотип: отпечаток листа, кол. 9200-5, обр. 4 (табл. III, *1*, *2*), Дальневосточный геологический институт ДВО РАН; миоцен, Синий Утес (Юго-Западное Приморье).

По наблюдениям Б. П. Колесникова (1937), у чозении наблюдается 2 типа листьев в зависимости от возраста дерева: 1) укороченные, эллиптически- или овально-заостренные с низким листовым индексом, почти сидячие (у молодых экземпляров), 2) ланцетные, удлиненные с черешком до 5 мм (у взрослых деревьев), т. е. у нее листовой диморфизм не связан исключительно с принадлежностью листьев к разным типам побегов. Край листа может быть цельным или зубчатым. У разных листьев в пределах одного побега этот признак варьирует.

Несмотря на то что чозения в современных растительных группировках низких пойм и прирусловых отмелей горных рек занимает господствующее положение, находки отпечатков ее листьев необычайно редки. Мне известна лишь одна из них:

в миоценовых отложениях Камчатки (Челебаева, 1978). Челебаева сближает камчатскую ископаемую чозению с современной *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. Наши листья также близки этому современному виду (табл. III, *8*), хотя род *Chosenia* в геологическом прошлом, вероятно, был политипным.

Материал: кол. 9200-5, обр. 1, 1а, 3, 4 (голотип), 7, 8.

Местонахождение: миоцен, Синий Утес (Юго-Западное Приморье).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г. Биостратиграфия палеогена побережья юга Приморья. Владивосток, 2000. 116 с.

Аблаев А. Г., Васильев И. В. Миоценовая Краскинская флора Приморья. Владивосток, 1998. 64 с.

Аблаев А. Г., Тащи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 168 с.

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 136 с.

Борсук М. О. Палеогеновая флора Сахалина (конгломератной и нижнедуйской свит). М., 1956. 89 с. (Тр. ВСЕГЕИ; Нов. сер. Т. 12).

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки. СПб., 1997. 115 с. (Тр. Бот. ин-т РАН; Вып. 19).

Васильев В. Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Матер. по истории флоры и растит. СССР. М.; Л., 1958. Т. 3. С. 361—457.

Климова Р. С., Крамчанин А. Ф., Демидова Т. И. Новые данные по стратиграфии Реттиховского угольного разреза // Стратиграфия кайнозойских отложений Дальнего Востока. Владивосток, 1977. С. 66—75.

Кодрул Т. М. Фитостратиграфия палеогена Южного Сахалина. М., 1999. 150 с. (Тр. ГИН РАН; Вып. 519).

Колесников Б. П. Чозения — *Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom. и ее ценозы на Дальнем Востоке // Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. бот. М.; Л., 1937. Т. 2. С. 730—800.

Криштофович А. Н. Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии // Избр. тр. Т. 3. М.; Л., 1966. С. 321—351.

Миоцен Мамонтовой Горы (стратиграфия и ископаемая флора). М., 1976. 284 с. (Тр. ИГиГ СО АН СССР; Вып. 233).

Павлюткин Б. И. Неогеновые красноцветы Приморья // Тихоокеан. геология. 1995. Т. 14. № 2. С. 119—125.

Павлюткин Б. И. Новые данные о возрасте верхнекайнозойской суйфунской свиты в стратотипическом районе (Южное Приморье) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 4. С. 101—105.

Павлюткин Б. И. К вопросу о возрасте суйфунской свиты (Южное Приморье) // Тихоокеан. геология. 1998. Т. 17. № 6. С. 37—45.

Скворцов А. К. Ивы СССР. Систематический и географический обзор. М., 1968. 262 с.

Челебаева А. И. Миоценовые флоры Восточной Камчатки. М., 1978. 156 с.

Chaney R. W., Axelrod D. I. Miocene floras of the Columbia Plateau. Systematic considerations // Carnegie Inst. Wash. Pub. 1959. Pt 2. N 617. P. 135—229.

Goeppert H. R. Tertiare Flora von Schossnitz in Schlesien. Goerlitz, 1855. 52 S.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel Europa. München, 1912. Bd 3 (1). 6079 S.

Hollick A. The Tertiary floras of Alaska. Washington, 1936. 171 p. (Geol. Surv. Prof. Pap. 182).

Huzioka K., Uemura K. The Late Miocene Sanzugawa flora of Akita Prefecture. Northeastern Honshu, Japan // Bull. National. Sci. Mus. Tokyo, 1974. Vol. 17. N 4. P. 325—366.

Tanai T. The Oligocene flora from the Kushiro coal-field, Hokkaido, Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1970. Vol. 14. Ser. 4. N 4. P. 383—514.

Tanai T., Suzuki N. Late Tertiary floras from northeastern Hokkaido, Japan // Palaeont. Soc. Japan, 1965. N 10. Spec. Pap. P. 1—117.

SUMMARY

The assessment of the importance of willows in the Neogene vegetative associations of Primorye is given. The description of the fossil species (from the leaf imprints), including the new ones: *Salix baikovskajae* Pavlyutkin and *Chosenia primorica* Pavlyutkin, is given.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.275.56

© К. Л. Виноградова

PHYCODRYS RUBENS (*DELESSERIACEAE, RHODOPHYTA*): ТАКСОНОМИЯ, РОДСТВЕННЫЕ СВЯЗИ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ

K. L. VINOGRADOVA. *PHYCODRYS RUBENS* (*DELESSERIACEAE, RHODOPHYTA*): TAXONOMY, RELATIONSHIPS, DISTRIBUTION

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 10.12.2001

На основе сравнительного морфологического изучения обсуждаются таксономия и родственные связи группы видов, близких к *Phycodrys rubens*. *P. rossica* помещен в синонимы *P. rubens*. Тихоокеанский вид *P. serratiloba* понимается как вид отдельный от *P. riggii*, но конспецифичный *P. rubens*. Тем самым подтверждается распространение *P. rubens* в бореальных водах Тихого океана, преимущественно вдоль берегов Азии. *P. vinogradovae* при несомненной близости его к *P. rubens* заслуживает видового статуса; отличительными признаками этого вида являются, кроме морфологических, более сложная система жилкования и как следствие — более выраженная многослойность пластины, цистокарпы с дифференцированным в виде розетки перистомом, мелкие карпоспоры, многочисленные железистые клетки, которые развиваются постоянно и по всему слоевищу. Тихоокеанский вид *P. riggii* впервые отмечается на атлантическом побережье Сев. Америки. Такой характер распространения свидетельствует о миграции вида из Тихого океана вдоль арктического побережья Америки. Сравнительное изучение видов и анализ их современного распространения позволяют допустить, что широко распространенный бореально-арктический вид *P. rubens* сформировался в Арктике в сравнительно тепловодных условиях плиоцена, поэтому является автохтонным арктическим видом по месту происхождения и бореальным по природе. Присутствие вида в Тихом океане — результат его проникновения из Арктики. *P. riggii* является предковым по отношению к *P. rubens*. *P. vinogradovae* следует считать наиболее молодым в этой группе видов, сформировавшимся на основе тихоокеанской популяции *P. rubens*.
Ключевые слова: *Phycodrys rubens, P. rossica, P. serratiloba, P. vinogradovae, P. riggii*, таксономия, родственные связи, распространение.

Phycodrys rubens (L.) Batt. — один из характерных для арктической флоры широко распространенных бореально-арктических видов. По современным данным, в североатлантических водах *P. rubens* является единственным представителем рода *Phycodrys*. В Северном Ледовитом океане кроме него указывается имеющий локальное распространение вид *P. rossica* (Sin.) A. Zin., самостоятельность которого находится под вопросом. О распространении *P. rubens* в Тихом океане существуют противоречивые данные. В бореальных северотихоокеанских водах описано несколько видов *Phycodrys*, близких к *P. rubens* — *P. serratiloba* (Rupr.) A. Zin., *P. riggii* Gardn., *P. vinogradovae* Perest. По одним воззрениям *P. rubens* встречается здесь наряду с другими видами, по другим — отсутствует. Границы между указанными видами неопределенные и трактуются по-разному. А. Д. Зинова (1965) выделяет в Тихом океане 2 вида — *P. riggii* и *P. serratiloba*, к которому относит все тихоокеанские указания *P. rubens*. Л. П. Перестенко (1983, 1994), считая эти виды конспецифичными, описывает еще 1 вид — *P. vinogradovae*, в который включает *P. serratiloba* (pr. p.), а также указания *P. rubens* и *P. fimbriata* в дальневосточных морях. Тем самым оба автора отделяют тихоокеанские виды от атлантического *P. rubens* и отрицают его присутствие в Тихом океане. В отличие от них M. J. Wynne (Wynne, Heine, 1992) считает *P. serratiloba*, выделенный А. Д. Зиновой, синонимом *P. rubens* и различает

в северной части Тихого океана 2 вида из этой группы — *P. rubens* и *P. riggii*, подвергая сомнению самостоятельность вида *P. vinogradovae*.

Наличие близких и неоднозначно трактуемых видов создает хорологическую проблему, так как при этом оказывается невозможным очертить ареал *P. rubens*, в частности провести границу распространения вида со стороны Тихого океана. В связи с этим была предпринята попытка критического пересмотра таксономии *P. rubens, P. rossica, P. serratiloba, P. riggii, P. vinogradovae*. Основное внимание было обращено на диапазон и характер полиморфизма признаков, на которых строится видовая систематика *Phycodrys*. Характер их проявления у *P. rubens*, основного вида, с которым сравнивались другие, несмотря на относительно хорошую изученность вида, был проанализирован заново.

Материал

Для сравнительного изучения был использован обширный материал из разных районов Атлантического, Северного Ледовитого и Тихого океанов, охватывающий всю область распространения изучаемых видов, и проанализированы многочисленные литературные сведения. Это позволило получить достаточно полную сравнительную характеристику видов.

В распоряжении автора были многочисленные коллекции, включая типы всех видов, кроме *P. rubens*, из Гербария Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (С.-Петербург), а также из гербариев ряда университетов США — University of Massachusets (Amherst), University of Michigan (Ann Arbor), University of California (Berkeley).

Результаты

Phycodrys rubens описан с побережья Европы (Dixon, 1964). Возрастную структуру популяций этого многолетнего вида обычно определяют растения в возрасте 0—4+ лет (Printz, 1926; Шошина, 1990). Свойственная виду ростовая активность краевой меристемы, которая проявляется в образовании мелких и крупных зубцов, лопастей, новых пластин, пролификаций, выражена в разной степени в зависимости от географических, экологических, сезонных условий, а также в зависимости от возраста слоевища и отдельных его частей. Эти особенности (количество пластин, их размеры и форма, характер ветвления и т. п.) во многом определяют разнообразие внешней формы слоевища. В условиях, способствующих высокой ростовой активности пластин, при длительном периоде роста формируются многократно изрезанные слоевища с глубоковыемчатыми пластинами в результате образования многочисленных лопастей (часто расположенных перисто), разрастающихся в свою очередь в новые также лопастно-выемчатые пластины. При низкой ростовой активности в неблагоприятный сезон или на значительных глубинах формируются пластины менее изрезанные, с мелкозубчатыми, пильчатыми, иногда ровными краями и немногочисленными новыми пластинами. Поскольку апикальные части пластин способны к более активному росту, наряду с овальными характерны пластины вееровидной и клиновидной формы. Способность к пролиферации является характерной особенностью вида (Rosenvinge, 1923—1924). Пролификации отличаются наличием узкого черешка в основании, поскольку возникают от единственной инициальной клетки. В результате пролиферации образуются вегетативные и генеративные мелкие листочки, собранные в виде краевой бахромы, и более крупные пластины. Кроме пролиферации края пластины для вида свойственно образование пролификаций на ребрах (не только разрушенных, но и цельных пластин), на поверхности пластин пролификации наблюдаются редко и преимущественно в местах повреждения пластины. У молодых растений, а также в благоприятных для роста условиях формирование слоевища

происходит преимущественно в результате разрастания края пластин. Пролификации у таких растений мелкие и образуются в виде бахромы в связи со спороношением. Образование пластин в результате пролиферации чаще наблюдается на многолетних растениях, когда в рост трогаются старые пластины с пониженной ростовой активностью. При неблагоприятных условиях, в частности в условиях опреснения, пролиферация становится преимущественным способом формирования новых пластин. Примером этому служит морфологическая форма, известная как f. *lingulata* Agardh, описанная из Балтийского моря и характерная для многих опресненных арктических районов.

В целом в высокобореальных и арктических районах виду свойственна умеренная ростовая активность. Характерны пластины 1—3(8) см шир., эллиптической, линейно-овальной, дубоволистной, клиновидной, вееровидной формы, более или менее изрезанные. Часто изрезанность пластин ограничивается наличием мелких и крупных зубцов и неравномерно расположенных лопастей, из которых немногие разрастаются в новые лопасти-пластины. Растения с сильно и многократно рассеченными пластинами, имеющими перисто расположенные лопасти с зубчатым и бахромчатым краем, чаще встречаются в более теплых водах.

Жилки 1-го порядка парные, отходят от ребра супротивно или несколько смещены относительно одна другой, реже происходит образование непарных жилок. С началом формирования лопастей на жилках ближе к их верхушке образуются жилки 2-го порядка. Микроскопические нервы немногочисленные, исчезающие, развиваются не всегда, встречаясь на широких и старых пластинах, чаще отсутствуют. У молодых растущих пластин ребро и боковые жилки плоские и относительно широкие, не выступающие и морфологически неотчетливо отграниченные, исчезающие к краю пластины, на сформировавшихся и старых пластинах — выступающие, резко отграниченные от пластинчатой части, хорошо заметные до самого края.

Пластинчатая часть преимущественно однослойная. Небольшие участки, состоящие из 2—3 слоев клеток, приурочены к местам расположения микроскопических нервов. Кроме того, на некоторых участках вне зависимости от жилкования, особенно по краю и в местах отхождения пролификаций, пластина также может становиться многослойной.

Виду свойственно образование железистых клеток (gland cells), однако этот признак не является постоянным и проявляется в разной степени. Железистые клетки располагаются густо или разреженно, сплошь по всей пластине или участками по ее краю. Очень редко они присутствуют по всему слоевищу, как правило, их можно встретить на отдельных пластинах, тогда как на других они отсутствуют. Нередко слоевище лишено железистых клеток полностью. Определенно увязать их образование с экологическими условиями, с сезоном, с половой и бесполой формой развития не удалось. Как о тенденции можно говорить об обильном развитии железистых клеток на пластинах, которые образуются как пролификации после длительного перерыва в росте, и на глубоководных растениях. В Белом и Баренцевом морях они наиболее часто встречены на пролиферирующих слоевищах.

Цистокарпы у *P. rubens* уплощенно-сферические, наиболее характерен перикарп, имеющий ровную поверхность, без морфологически дифференцированного перистома. Однако наряду с такой формой встречаются перикарпы с коротким горлышком в виде валика. Диаметр цистокарпов варьирует от 500 до 1700 мкм, при этом мелкие и крупные цистокарпы могут располагаться рядом на одном и том же слоевище. Развиваются цистокарпы рассеянно по поверхности пластин, имеющих возраст до 1 года, а также в пролификациях и бахромчатых выростах, возникающих по краю пластин и на ребрах. Строгой приуроченности к определенным частям пластины не наблюдается, чаще они сосредоточены в верхних и краевых частях однолетних пластин, заходя в краевые выросты (что отмечается в большинстве описаний вида). Однако в более северных районах при длительном периоде созревания гонимобластов зрелые цистокарпы можно встретить и в более старых частях пластин. Преимущественное расположение цистокарпов в мелких пролификациях и выростах более

редкое, но не исключительное явление. Карпоспоры сравнительно крупные, (30)40—80(90) × 28—60 мкм, однако из размеры в разных гонимобластах, в том числе на одном и том же слоевище, могут заметно различаться, достигая 30—50 мкм дл. в одних и 45—90 мкм — в других.

Местоположению тетраспорангиев на слоевище придается значение одного из основных критериев при разделении видов *Phycodrys*. Характерным признаком *P. rubens* считается локализация сорусов тетраспорангиев в специальных листочках-пролификациях, образующих более или менее густую краевую бахрому; на пластине они указываются только в апикальных частях, на верхушках жилок и ребра в виде небольших пятен (Kylin, 1923; Rosenvinge, 1923—1924; Tokida, 1954; Зинова, 1955; Wynne, Heine, 1992; Maggs, Hommersand, 1993; и др.). Изученный материал подтвердил, что действительно такой тип расположения тетраспорангиев является наиболее характерным для вида. Вместе с тем тетраспорангии могут развиваться не только в краевой бахроме, но и в пролификациях, возникающих на ребрах и на пластинах, а также на самой пластине по ее краю без строгой приуроченности к верхушкам жилок в виде неоформленных пятен. Вариабельность этого признака обусловлена разными сроками закладки тетраспорангиев, периодом их созревания и возрастом тканей, на которых они образуются. В северных районах преобладает развитие тетраспорангиев в краевых листочках, более молодых, чем несущие их пластины.

Полученная достаточно полная характеристика *P. rubens* позволяет критически рассмотреть систематическое положение остальных обсуждаемых видов.

Phycodrys rossica (Sin.) A. Zin. был описан из Белого моря (Е. С. Зинова, 1920). Кроме Белого моря, вид указывался на южном побережье Баренцева моря от Мурмана до Новой Земли (А. Д. Зинова, 1955; и др.), а также в заливе Аляска (Lindstrom et al., 1986). При описании вида отмечалось, что он близок к *P. rubens* (*Delesseria sinuosa* у Е. С. Зиновой, 1920), но отличается от него пластинами эллиптической и широколанцетовидной формы со слабо изрезанным мелкозубчатым, пильчатым или ровным краем, четко отграниченными выступающими ребрами и жилками и, главное, способом образования пластин. По автору вида новые пластины всегда отделены черешком от материнской пластины, поскольку они образуются от верхушки ребра и жилок как их продолжение, при этом вначале возникает узкий вырост — черешок, на котором формируется пластина. Кроме того, следует отметить, что аутентичные образцы, включая тип, характеризуются такими не упоминаемыми при описании признаками, как наличие пролификаций на ребрах и жилках старых пластин и сравнительно часто наблюдаемое развитие железистых клеток.

Изучение беломорской и баренцевоморской популяций показало, что несмотря на своеобразие внешнего облика *P. rossica*, хиатус между ним и *P. rubens* отсутствует. Все признаки, послужившие поводом для описания нового вида, характерны для типовой формы *P. rubens* (см. выше). Эллиптическая форма пластин свойственна типовому образцу *P. rubens* (Dixon, 1964, fig. 1). Пластины со слабо изрезанным краем на черешках представляют собой результат пролиферации, которая свойственна типовой форме *P. rubens* и f. *lingulata*. Грубые, выступающие ребро и жилки свойственны старым пластинам *P. rubens*. Различий между видами по другим признакам — наличию или отсутствию железистых клеток, локализации тетраспорангиев преимущественно в листочках-пролификациях, размерам и форме цистокарпов, строению пластинчатой части, встречаемости пролификаций на ребрах — также проследить не удалось. При этом растения, обладающие всем комплексом описываемых для *P. rossica* признаков, редки. Чаще наблюдается частичное проявление тех или иных признаков, что создает значительное разнообразие промежуточных форм. Пластины характерной ланцетовидной формы со слабо изрезанным краем не всегда имеют черешок и, наоборот, пластины на черешке могут быть самой разнообразной формы. На одном и том же слоевище, включая аутентичные образцы, как правило, присутствуют пластины обоих типов — на черешке и на широком основании. Не случайно определение *P. rossica* вызывало затруднения даже у автора вида. Имеются образцы, которые Е. С. Зинова определяла и как *P. rossica*, и как *P. rubens*. В целом

наиболее характерный для *P. rossica* облик, послуживший поводом для описания вида, формируется в тех случаях, когда в рост трогаются старые пластины после заметного перерыва в росте, при этом пластины на черешке возникают как в результате пролиферации, так и в результате разрушения нижней части пластины при сохранении несущей. Все это дает основание считать *P. rossica* (Sin.) A. Zin. конспецифичным *P. rubens*. В какой-то мере признаки *P. rossica* — пролиферация и большее развитие железистых клеток — чаще проявляются у более глубоководных сублиторальных растений, однако четкой приуроченности комплекса признаков к определенным глубинам не прослеживается, поэтому для выделения *P. rossica* в качестве внутривидового таксона также нет оснований.

Phycodrys serratiloba (Rupr.) A. Zin. был выделен на основе *Delesseria crenata* var. *serratiloba* Rupr. pr. p. (Зинова, 1965). F. J. Ruprecht (1850) описал этот вариетет по образцам из Охотского моря, с побережья Камчатки, Курильских и Алеутских островов, которые он отличал от атлантических форм вида только по габитусу — по более коротким и широким 3—4-кратно изрезанным пластинам, несущим узкие и длинные конечные лопасти с хорошо выраженным зубчатым краем. Изучив образцы F. J. Ruprecht в Ботаническом ин-те им. В. Л. Комарова РАН (LE), А. Д. Зинова нашла, что они неоднородны по местоположению тетраспорангиев. Образцы, имеющие тетраспорангии на пластинах, она отнесла к *P. riggii* Gardner, тогда как образцы из Охотского моря с тетраспорангиями в бахромчатых выростах она рассматривала как тип вариетета Рупрехта и на его основе выделила вид *P. serratiloba*. Ruprecht, обсуждая таксономический статус описываемого вариетета, отмечает наличие в Охотском море наряду с образцами, относимыми к новому вариетету, образцов, не имеющих четких отличий от европейских и близких к var. *quercifolia* Turner, так же, как и наличие в Атлантике форм, близких к var. *serratiloba*. Переходные формы он находит в Канаде, Гренландии (по гербарию Мертенса), на о-ве Колгуева. Исходя из этого, Рупрехт не придал видового статуса своему вариетету, предпочитая считать его таким же проявлением морфологического разнообразия вида, как атлантические var. *incrassata* Turn., var. *quercifolia* Turn., var. *lingulata* Ag. и др., и объясняя его местными особенностями в образовании индивидуальных форм (Ruprecht, 1850 : 232). В отличие от Рупрехта, А. Д. Зинова (1965) дает *P. serratiloba* более широкое толкование, относит к этому виду все тихоокеанские образцы, имеющие подобное *P. rubens* расположение тетраспорангиев, и все литературные указания *P. rubens* в Тихом океане, тем самым исключая здесь присутствие последнего. В качестве отличительных признаков тихоокеанского вида указываются более перистое слоевище с зубчатыми краями даже в молодых частях и частое обилие железистых образований.

Результаты изучения образцов, на которых основывалось выделение обсуждаемого вида, включая образцы Рупрехта, свидетельствуют о том, что отмеченные особенности морфологии не несут в себе принципиальных отличий от *P. rubens*. В разной степени выраженная ростовая активность пластинчатого слоевища, свойственная *P. rubens* в разных условиях, о чем говорилось выше, приводит к разнообразию внешней формы, в рамки которого вполне укладывается форма, отмеченная у var. *serratiloba* Rupr. 2—3-рассеченные перистые пластины с зубчатым краем нередко свойственны и североатлантическому *P. rubens*, на что также указывает Wynne (Wynne, Heine, 1992); вместе с тем в дальневосточных морях такая форма проявляется далеко не всегда, здесь часто встречаются экземпляры с более простыми пластинами, неотличимыми от *P. rubens*. Тихоокеанский вид *P. serratiloba* имеет тот же, что у *P. rubens* характер жилкования, у него в той же степени развиваются 2—3-слойные участки на 1-слойной пластине, сохраняется та же способность к образованию пролификаций. Оба обсуждаемых вида имеют сходный характер развития железистых клеток. У *P. serratiloba* этот признак также не является постоянным, железистые клетки встречаются, но не всегда, они могут быть относительно обильными или немногочисленными, при этом редко развиваются по всему слоевищу. Указание А. Д. Зиновой (1965) на обилие железистых клеток как отличительный признак этого вида основывается на образцах

другого вида — *P. vinogradovae* (см. ниже). Не удалось выявить различий и по таким признакам, как форма, размеры, местоположение цистокарпов и размеры карпоспор. Отмечаемые Перестенко (1980, 1994) для *P. riggii* (но по образцам, которые относятся к *P. serratiloba* в понимании А. Д. Зиновой) цистокарпы с перистомом в виде валика наряду с цистокарпами с простым перистомом, как показали наши наблюдения, нередки у атлантического *P. rubens*.

Таким образом, по всем проанализированным признакам тихоокеанский *P. serratiloba* не заслуживает статуса вида и должен быть отнесен к *P. rubens*. Тем самым подтверждаются взгляды на систематическое положение этого таксона, высказанные Ruprecht (1850) и Wynne (Wynne, Heine, 1992).

Phycodrys riggii Gardn. (Gardner, 1927), описанный с побережья Аляски, в соответствии с протологом характеризуется узкопластинчатым 2—3-перисто разветвленным слоевищем, нечетко выраженными боковыми жилками и, главное, расположением сорусов тетраспорангиев вдоль ребер на самой пластине. А. Д. Зинова (1965), впервые указавшая вид в дальневосточных морях, отделяла его от *P. serratiloba* по местоположению спорангиев на пластине, по более узким и длинным линейным пластинам и по отсутствию железистых клеток. Вслед за А. Д. Зиновой Wynne (Wynne, 1970; Wynne, Heine, 1992) на материале с Алеутских островов и Аляски отмечает в качестве характерных признаков *P. riggii* отсутствие железистых клеток и, главное, расположение сорусов спорангиев на пластине, подчеркивая, что последние никогда не развиваются в краевых зубчиках. В отличие от них Перестенко (1980, 1994) отрицает диагностическое значение признака местоположения спорангиев на том основании, что на охотоморском побережье Сахалина ею были обнаружены образцы с тетраспорангиями, расположенными на пластине вдоль ребер и жилок и одновременно в краевых бахромчатых листочках. Исходя из этого она объединяет *P. serratiloba* и *P. riggii* в один вид *P. riggii*.

Поскольку *P. serratiloba*, как обсуждалось выше, конспецифичен *P. rubens*, вопрос сводится к отличию *P. riggii* именно от последнего вида. Просмотр обширного материала из разных географических районов убеждает в том, что каждый из видов имеет свой характерный тип расположения сорусов спорангиев. Характерное для *P. rubens* образование спорангиев в мелких краевых пролификациях и в виде пятен вблизи верхушки и края пластины четко проявляется в европейских, ледовитоморских и тихоокеанских популяциях вида. У *P. riggii* развитие спорангиев менее связано с краевыми наиболее молодыми участками слоевища. Оно начинается в разных частях пластины, скорее в нижних и средних ее частях, при полноценном плодоношении тетраспорангии располагаются продольными пятнами вдоль ребра и жилок, подчеркивая рисунок жилкования. При обильном развитии они заходят в краевые зубцы и мелкие пластины последнего порядка. (Поэтому утверждение Wynne (1970), что они никогда не встречаются на латеральных зубцах, не имеет абсолютного значения). Стабильность в проявлении этого признака свидетельствует о его генетической закрепленности и видоспецифичности. Вместе с тем следует отметить, что образцы, подобные указанным Перестенко (1980, 1994), совмещающие в себе признак обоих видов, не единичны. Они отмечались на Сахалине J. Tokida (1954, для *P. fimbriata*), а также обнаружены нами в районе Ньюфаундленда на атлантическом побережье Северной Америки. Однако вряд ли наличие таких форм может служить основанием для объединения обсуждаемых видов, хотя и свидетельствует об их родстве. Это явление можно трактовать двояко: как проявление у *P. riggii* в определенных условиях признака, который позднее закрепился за *P. rubens*, и, наоборот, как проявление у *P. rubens* предкового признака. По внешней форме слоевища *P. riggii* и *P. rubens* (включая тихоокеанский *P. serratiloba*) различаются не всегда, тем не менее в целом можно говорить о характерном для *P. riggii* более изрезанном слоевище, несущем более узкие линейные пластины с мелкими и более крупными зубцами и перисто расположенными боковыми лопастями. Отличие от *P. rubens* заключается в более простой системе жилкования, в отсутствии железистых клеток, что отмечается и в литературе (Зинова, 1965; Tokida, 1954; Wynne, 1970). Вывод о

том, что *P. rubens* и *P. riggii* — самостоятельные виды, подтверждается данными молекулярного анализа (nuclear rDNA ITS sequences) (van Oppen, 1995).

Phycodrys vinogradovae Perest. et Guss. (Перестенко, 1983) был описан с побережья Курильских о-вов (о-в Шикотан) как вид, близкий к *P. rubens*. В протологе вид характеризуется пролиферированием края пластины и ребер, 1—3-слойной пластиной, перистомом в виде розетки, мелкими карпоспорами, 25—28 × 33—42 мкм, тетраспорангиями в мелких пролификациях, развивающихся по краю пластин, на их поверхности или вдоль ребер. В качестве отличительных признаков вида указывается обильное развитие железистых клеток и генеративных пролификаций на поверхности слоевища.

Wynne (Wynne, Heine, 1992) ставит под сомнение видовой статус *P. vinogradovae* на том основании, что образование поверхностных пролификаций свойственно другим видам, в частности *P. amchitkensis* (Wynne, 1970), а железистые клетки свойственны североатлантическому *P. rubens*.

Первоначальный материал *P. vinogradovae* (тип и изотипы) состоит из нескольких образцов одного сбора. Они представляют собой крупные, широкие, до 10 см шир., листообразные пластины, отороченные по краю мелкозубчатой бахромой, с несколькими краевыми лопастями неровных очертаний, с некрупными пролификациями по краю пластины, на основном ребре и боковых жилках. По всей поверхности пластин обильно развиты субмикроскопические выросты, подобные краевой бахроме. Жилки нескольких порядков, образующие густую сеть, слегка изломанные, отходящие не строго супротивно, рельефные или уплощенные и тогда не четко отграниченные от пластинчатой части. Характерно развитие микроскопических нервов, которые ориентированы в разных направлениях и могут давать анастомозы. Такой характер жилкования обусловливает заметное развитие многослойных участков на пластине. На 2 образцах были обнаружены единичные сорусы старых частично пустых тетраспорангиев, которые располагались на поверхности пластины у ее края в виде нескольких мелких пятен. 1 образец представляет собой гаметофит с цистокарпами, имеющими перистом в виде розетки. Все образцы характеризуются обильным развитием железистых клеток по всему слоевищу.

По морфологии слоевища, характеру жилкования, наличию поверхностных пролификаций этот материал весьма напоминает *P. amchitkensis* (=*P. polycarpa* A. Zin. pr. p.), однако в целом обсуждаемый вид не связан с последним, так как обнаруживает явное сходство с *P. rubens* по ряду признаков и, в первую очередь, по местоположению тетраспорангиев. Это сходство четко прослеживается, если рассматривать весь дальневосточный материал *P. vinogradovae*. Пролиферация поверхности слоевища, хорошо выраженная на типовом материале (представленном старыми образцами), на остальном материале проявляется не всегда и в той сравнительно незначительной мере, которая свойственна и *P. rubens*. Особенно это касается развития генеративных поверхностных пролификаций, которое нельзя считать заметным. Поэтому этот признак не может служить отличительным признаком вида *P. vinogradovae*. Цистокарпы, имеющие перистом в виде розетки, являются характерным признаком вида, хотя изредка можно встретить цистокарпы с перистомом в виде валика и даже недифференцированные, как у *P. rubens*. Размеры карпоспор более изменчивы, чем указано в протологе. Максимальные размеры 40—50 мкм дл., в целом мелких, 25—35 мкм, карпоспор *P. vinogradovae* совпадают с минимальными размерами карпоспор *P. rubens*. Тем не менее, несмотря на явное сходство между этими видами, видовой статус *P. vinogradovae* должен быть сохранен. Видоспецифичными признаками являются более сложная система жилкования и как следствие — более выраженная многослойность пластин, сочетание особенностей репродуктивных структур спорофита и гаметофита — спорангии в краевой бахроме и цистокарпы с перистомом в виде розетки, более мелкие карпоспоры, обильное развитие железистых клеток. В отличие от *P. rubens* они присутствуют постоянно и по всему слоевищу. Что касается морфологии слоевища, то у *P. rubens* также можно наблюдать широкопластинчатые растения, подобные типовой форме *P. vinogradovae*, и овальные четковидно

расположенные пластины, подобные описанным у *P. vinogradovae* f. *moniliformis* Perest. (Перестенко, 1994). Они отмечены у сублиторальных растений, в частности в Белом море. Однако то, что у *P. rubens* проявляется как тенденция, у *P. vinogradovae* имеет более законченную и постоянную форму. Поэтому особенности внешней формы слоевища можно считать характерным видовым признаком *P. vinogradovae.*

Таким образом, из проведенного сравнительно-морфологического исследования следует, что на бореально-арктическом шельфе существует 3 вида, составляющие группу *P. rubens*, — *P. riggii, P. rubens, P. vinogradovae.*

Phycodrys rubens (L.) Batters, 1902 : 76; Maggs, Hommersand, 1993 : 215, fig. 68; Wynne, Heine, 1992 : 82, fig. 40. — *P. sinuosa* (Good. et Wood.) Kützing, 1843 : 444, tab. 68, fig. II; Kylin, 1923 : 64, fig. 43—51; Зинова, 1955 : 185, рис. 154—157. — *P. rossica* (Sin.) A. Zin., Зинова, 1955 : 184, рис. 152, 153. — *P. serratiloba* (Rupr.) A. Zin., Зинова, 1965 : 84, рис. 5. — *Delesseria crenata* var. *serratiloba* Ruprecht, 1850 : 39(231) pr. p. — *D. rossica* Sin., E. Зинова, 1920 : 2, табл. — *Phycodrys fimbriata* auct. non Kylin: Е. Зинова, 1916 : 140, рис. 1—4; А. Зинова, 1955 : 185; quo-ad Oceano Pacifico pr. p. — *P. riggii* auct. non Gardner: Перестенко, 1980 : 105 pr. p.; 1994 : 164 pr. p.

Phycodrys riggii Gardner, 1927 : 337, tab. 7; Зинова, 1965 : 86, рис. 6; Wynne, 1970 : 112, fig. 30, 31, 35; Перестенко, 1980 : 105 pr. p.; 1994 : 164 pr. p.; Wynne, Heine, 1992 : 82, fig. 39. — *P. fimbriata* auct. non Kylin: Tokida, 1954 : 212. — *Delesseria crenata* var. *serratiloba* Ruprecht, 1850 : 39(231) pr. p.

Phycodrys vinogradovae Perest. et Guss., Перестенко, 1983 : 49, рис. 1, 2; 1994 : 164, табл. XXI, 15; XXIII, 5; XLII, 10. — *P. serratiloba* (Rupr.) A. Zin., Зинова, 1965 : 84 pr. p. — *P. polycarpa* A. Zin., Зинова, 1972 : 76 pr. p. — *P. rubens* f. *quercifolia* auct. non Newton: Tokida, 1954 : 210. — *P. fimbriata* auct. non Kylin: quo-ad Oceano Pacifico pr. p.

Обсуждение

В данной группе близких видов исходным, родоначальным, видом следует считать *P. riggii*. Это предположение основывается на том, что развитие тетраспорангиев на специальных молодых листочках-пролификациях, свойственное *P. rubens*, является более поздним эволюционным образованием, чем на самой пластине. В настоящее время считается, что распространение *P. riggii* ограничено северотихоокеанскими водами. Тихоокеанское происхождение вида несомненно, тем более, что в бореальных водах Тихого океана, преимущественно у берегов Америки, присутствует несколько видов *Phycodrys*, у которых сорусы спорангиев расположены на пластинах. Однако среди изученных гербарных коллекций были обнаружены образцы с побережья Северной Америки от Ньюфаундленда до Коннектикута, имеющие набор признаков, характерных для *P. riggii*. Эти находки расширяют представления об ареале вида. Присутствие его именно в Западной Атлантике позволяет допустить, что *P. riggii* мигрировал сюда из Тихого океана вдоль арктического побережья Америки. Первое проникновение вида в Северный Ледовитый океан логично связать с открытием Берингова пролива в плиоцене. Здесь, в плиоценовой Арктике, на основе *P. riggii* сформировался новый вид — *P. rubens*. Как мог идти процесс изменения основного видового признака, демонстрируют немногочисленные формы, совмещающие в себе оба типа расположения спорангиев — на пластине и в краевой бахроме, которые отмечены на побережье Сахалина, а также в Атлантике в районе Ньюфаундленда. Современный ареал *P. rubens* характеризуется присутствием его почти по всей бореальной зоне в Атлантическом океане с южной границей в районе Нью-Джерси и Северной Португалии, циркумполярным распространением в Северном Ледовитом океане и приуроченностью к азиатскому побережью в бореальных водах Тихого океана. Судя по повсеместному распространению в Арктике, логично предположить,

что, сформировавшись в сравнительно тепловодных условиях плиоценовой Арктики, вид мог сохраниться здесь и в период плейстоценового похолодания. Присутствие вида в Тихом океане так же, как и в Северной Атлантике, — результат более позднего проникновения его из Арктики.

Таким образом, *P. rubens* — эвритермный широко распространенный бореально-арктический вид, который является бореальным по природе и автохтонным ледовитоморским видом по месту происхождения. Полученные заключения в определенной мере согласуются с данными молекулярного анализа (Oppen, 1995). Согласно последним, время дивергенции *P. rubens* и *P. riggii* измеряется периодом 5.3—2.1 Ma (что соответствует плиоценовому периоду). На американском побережье Атлантики M. J. H. Oppen van отмечает 2 изолята *Phycodrys*, заметно различающихся генетически, — один с признаками европейского *P. rubens*, второй слабо отличающийся от *P. riggii*. Незначительные различия (rDNA ITS sequences difference) между тихоокеанским *P. riggii* и западноатлантическим изолятом логично объяснить как различия между двумя изолированными популяциями одного вида, т. е. признать присутствие в Западной Атлантике *P. riggii*, тем более что это подтверждается сравнительно морфологическими данными. Тихоокеанский вид *P. vinogradovae* является наиболее молодым в обсуждаемой группе видов, который, вероятно, сформировался на основе тихоокеанских популяций *P. rubens*.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48811). Благодарю американских коллег R. Wilce (University of Massachusets), M. Wynne (University of Michigan), P. Silva (University of California) за предоставленную возможность работы с коллекциями водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. М., 1955. 220 с.

Зинова А. Д. Представители сем. *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана // Нов. сист. низш. раст. Л., 1965. С. 78—97.

Зинова А. Д. Представители сем. *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана. 2 // Нов. сист. низш. раст. Л., 1972. Т. 9. С. 65—82.

Зинова Е. С. О редкой багряной водоросли *Delesseria fimbriata* De la Pyl., обнаруженной в Баренцевом море // Изв. Глав. Бот. Сада. 1916. Т. 16. Вып. 1. С. 139—144.

Зинова Е. С. О новой багрянке (*Delesseria rossica* Sinòva nov. sp.), найденной в Белом море // Изв. Глав. Бот. Сада. 1920. Т. 18. Вып. 1. С. 1—5.

Перестенко Л. П. Водоросли залива Петра Великого. Л., 1980. 232 с.

Перестенко Л. П. Род *Phycodrys* Kütz. и его характерные признаки // Нов. сист. низш. раст. Л., 1983. Т. 20. С. 45—50.

Перестенко Л. П. Красные водоросли дальневосточных морей России. Л., 1994. 331 с.

Шошина Е. В. Определение возраста и возрастной состав популяции *Phycodrys rubens* в Баренцевом море // Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря. М., 1990. С. 105—109.

Batters E. A. L. A catalogue of the British marine algae // J. Bot. (London). 1902. Vol. 40 (suppl.). P. 1—107.

Dixon P. S. Taxonomic and nomenclatural notes on the Florideae, IV // Bot. Notiser. 1964. Vol. 115. P. 56—78.

Gardner N. L. New *Rhodophyceae* from the Pacific coast of North America, III // Univ. Calif. Publs Bot. 1927. Vol. 13. N 16. P. 59—71.

Kylin H. Studien über Entwicklungsgeschichte der Florideen // Kungl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 1923. Bd 63. N 11. S. 1—139.

Kützing F. T. Phycologia generalis. Leipzig, 1843. 458 p.

Lindstrom S. C., Calvin N. I., Ellis R. J. Benthic marine algae of the Juneau, Alaska area // Contrib. Nat. Sci., British Columbia Mus. 1986. N 6. P. 1—10.

Maggs C. A., Hommersand M. H. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. *Rhodophyceae*. Part 3A. *Ceramiales*. London, 1993. 444 p.

Oppen M. J. H. van. Tracking trails by cracking codes. Molecular biogeography and evolution of benthic cold-water seaweeds. Proefschrift... Rijksuniversiteit Groningen. 1995. 163 p.
Printz H. Die Algenvegetation des Trondhjemsfjordes // Skr. norske Vidensk.-Akad. Mat.-naturv. Kl. 1926. Bd 5. S. 1—274.
Rosenvinge L. K. The marine algae of Denmark. Part III. *Rhodophyceae* (*Ceramiales*) // K. Danske Vidensk. Selsk. Skr. 7. Raekke Natur. Mat. 1923—1924. Afd. 7. N 3. S. 287—486.
Ruprecht F. J. Algae Ochotenses. St.-Petersburg, 1850. 243 p.
Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1954. Vol. 2. N 1. P. 1—264.
Wynne M. J. Marine algae of Amchitka island (Aleutian islands). 1. *Delesseriaceae* // Syesis. 1970. Vol. 3. P. 95—144.
Wynne M. J., Heine J. N. Collections of marine red algae from St. Matthew and St. Lawrence islands, the Bering Sea // Nova Hedwigia. 1992. Vol. 55. N 1—2. P. 55—97.

SUMMARY

Taxonomy, interrelations and distribution of *P. rubens* and allied species *P. rossica, P. serratiloba, P. riggii* and *P. vinogradovae* are discussed. The species-specific features are the location of tetrasporangia; character of venation; degree of abundance of gland cells; shape of pericarp; dimensions of carpospores. Thallome morphology and the production of bladelets over the surface of the primary blade and midrib have less diagnostic value. *P. rossica* is placed in synonymy of *P. rubens*. Pacific species *P. serratiloba* is considered as conspecific with *P. rubens* rather than with *P. riggii. P. vinogradovae* is retained as a species distinct from *P. rubens* because of more complex system of venation and, consequently, more expressed multilayered areas in blades, cystocarps with rosulate peristome, small carpospores, numerous gland cells all over the thallome. Comparative study of morphology of these species, analysis of their interrelations and recent distribution make it possible to assume that *P. rubens* is a autochthonous arctic species by its place of origin and boreal by its nature. It formed in the Arctic Ocean, from where it settled in the North Atlantic and migrated in the Pacific mainly along the Asian coast. *P. riggii* is ancestral to *P. rubens*. This pacific species is recorded for the first time in the West Atlantic. A distribution like that is indicative of the species migration occurred from the Pacific Ocean to the Atlantic along the Northern Canada. Pacific species *P. vinogradovae* is the youngest species in this group formed on the base of a pacific population of *P. rubens*.

УДК 582.736 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 4

© **М. С. Князев**

НОВЫЙ ВИД РОДА *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) С ЮЖНОГО УРАЛА И СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

M. S. KNJAZEV. NEW SPECIES OF THE GENUS *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*) FROM SOUTH URALS AND NORTH KAZAKHSTAN

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург
Поступила 26.01.2001

Описан новый вид рода *Astragalus* из секц. *Xiphidium*, наиболее близкий к восточно-европейскому горно-степному *Astragalus pallescens* Bieb. и замещающий его на Южном Урале и Подуральском Плато.
Ключевые слова: *Astragalus*, новый вид, Урал, Северный Казахстан.

В гербарии Института экологии растений и животных (SVER) имеются значительные сборы (более 20 листов) белоцветкового астрагала, собранные в 1940—1990 гг. из нескольких пунктов Оренбургской обл. (главным образом из Губерлинских гор и Кувандыкского мелкосопочника), а также из северных районов Актюбинской обл. Казахстана. А. Г. Борисова часть гербарного материала, собранного

М. М. Сторожевой из окр. пос. Тайкеткен Северного Казахстана (SVER), определила как *Astragalus albicaulis* DC. Эти образцы были собраны в начале цветения и действительно напоминают *A. albicaulis*, однако, как это ясно видно на более поздних сборах из того же района, чашечка у этого астрагала не вздувается, а бобы прижато-опушенные. По нашему мнению, этот вид не только четко отличается от *A. albicaulis*, но и не может быть вообще отнесен к секц. *Cystodes* Bunge, он скорее более близок к *Astragalus pallescens* Bieb. из секц. *Xiphidium* Bunge. От последнего вида рассматриваемый астрагал хорошо отличается внешним видом вегетативных частей, а также окраской цветков, характером опушения. Нам представляется, что этот астрагал вполне оригинален и может быть описан как самостоятельный вид. Ниже приводится описание нового вида.

Astragalus storozhevae Knjasev sp. nov. — *A. albicaulis* auct. non DC.: Рябинина, 1998, Консп. флоры Оренб. обл.: 73. — *A. pallescens* auct. non Bieb.: Рябинина, 1998, цит. соч.: 74. — Астрагал Сторожевой.

Planta suffruticosa, 10—30 cm alt. Ramuli floriferi hornotini pauci (1—10) (pedunculis 1—2 terminatis) et insuper saepe 1—3 sterili, simplices, recti, lignei, pilis bicuspidatis appressis albis, admodum minutis densis complete tecti; ramuli perennes (biennes vel triennes) erecto-patenti, brunnei, 2—3(3.5) mm in diam., 2—10(15) cm lg. Folia caulina inferiora (ad anthesin haud raro arescentia), 1—4 cm lg., (1)2—3-juga, petiolis laminis 1.5—2-plo brevioribus, foliolis obovatis vel oblongo-obovatis, 5—7 mm lg.; folia caulina media 4—6 cm lg., 3—4(5)-juga, petiolis laminis 2—4-plo brevioribus, foliolis oblongis vel oblongo-obovatis, 10—18 mm lg., 2.5—5(6) mm lt., pilis bicuspidatis albis appressis subtus sat dense, supra sparse tectis. Stipulae inferiores 2—2.5 mm lg. triangulaes, mediae et superae 3—4 mm lg. lanceolatae, omnes basi (per 1.5—2 mm) cum. petiolis connatae, extus pilis prostratis albis et nigris haud dense tectae. Pedunculi 4—16 cm lg., foliis 2.5—5-plo longioribus (ramulis hornotinis 1.5—3-plo longioribus), modice dense pilis bicuspidatis appressis (pilis ramulorum duplo longioribus albis tecti). Racemi 7—15-flori, anthesis initio subcapitati, dein laxiusculi, 2—6 cm lg. Bracteae lanceolatae, 3—5 mm lg., pilis prostratis albis et nigris tectae, saepe bracteae 1—6 infimae cassae. Pedicelli 1—2 mm lg., 0.5 mm crassi. Calyx breviter tubulatus, pilis bicuspidatis prostratis albis et admixtis (in modum striatum longitudinalium sub dentibis) nigris modice dense tectus, fauce dense albo-villosus, tubo 7—8 mm lg., 2.7—3.0 mm lt., subrecte truncato, dentibus ab oblongo-triangularibus ad lanceolato-lineares, 1.5—3.0 mm lg. Corolla lactea vel paulo flavescens. Vexillum 22—24 mm lg., 9—11 mm lt., lamina oblongo-obovata vel elliptica apice vix emarginata, ad basin sensim angustata. Alae vexilo paulo breviores, 20—22 mm lg., lamina oblonga apice paulo dilatata (ad 3—3.5 mm lt.) ± rotundata, ungue filiformi 1.2—1.5-plo breviore. Carina 18—19 mm lg., lamina ungue 1.5-plo breviore. Legumina erecta vel suberecta, oblongo-lanceolata, fere biloculata, 18—20 mm lg., 3—3.5(4) mm lt., dorso (latere carinam spectante) sulcata, ventre sutura prominenti, pilis albis prostratis tecta. Semina oblongo-reniformia, 3.5 mm lg., 1 mm lt. (vide fig.).

Typus: Reg. Orenburg, distr. Gay, montes Guberlinenses, mons Popjerecznaja, prope pag. Guberlja. 14 VI 1978. N. Salmina (holo- LE, iso- SVER).

Affinitas. Ab *Astragalos albicauli* DC. calycibus post anthesin haud inflatis, leguminibus pubescentia appressa (nec patenta), foliis superioribus et mediis petiolis longioribus (5—20 mm, saepe 10 mm lg., nec 2—8 mm lg.) distinguitur. Ab *A. zingeri* Korsh. leguminibus et calycibus appresse (nec patentim) pilosis, inflorescentis laxioribus differt. A proxima *A. pallescenti* Bieb. lignificatione, foliis majore (2)3—5- nec 6—8-jugis, foliolis latioribus, pubescentia inflorescentia (calycum et axium) et leguminum appressa (nec pilis patentibus et subpatentibus admixtis), floribus lacteis (nec albis vel pallide lilacinis) discrepat.

Area geographica. Montes Uralenses extremiaustrales et Kasachstania borealis (area monticulosa secundum valles fl. Ural, Guberlja, Sakmara).

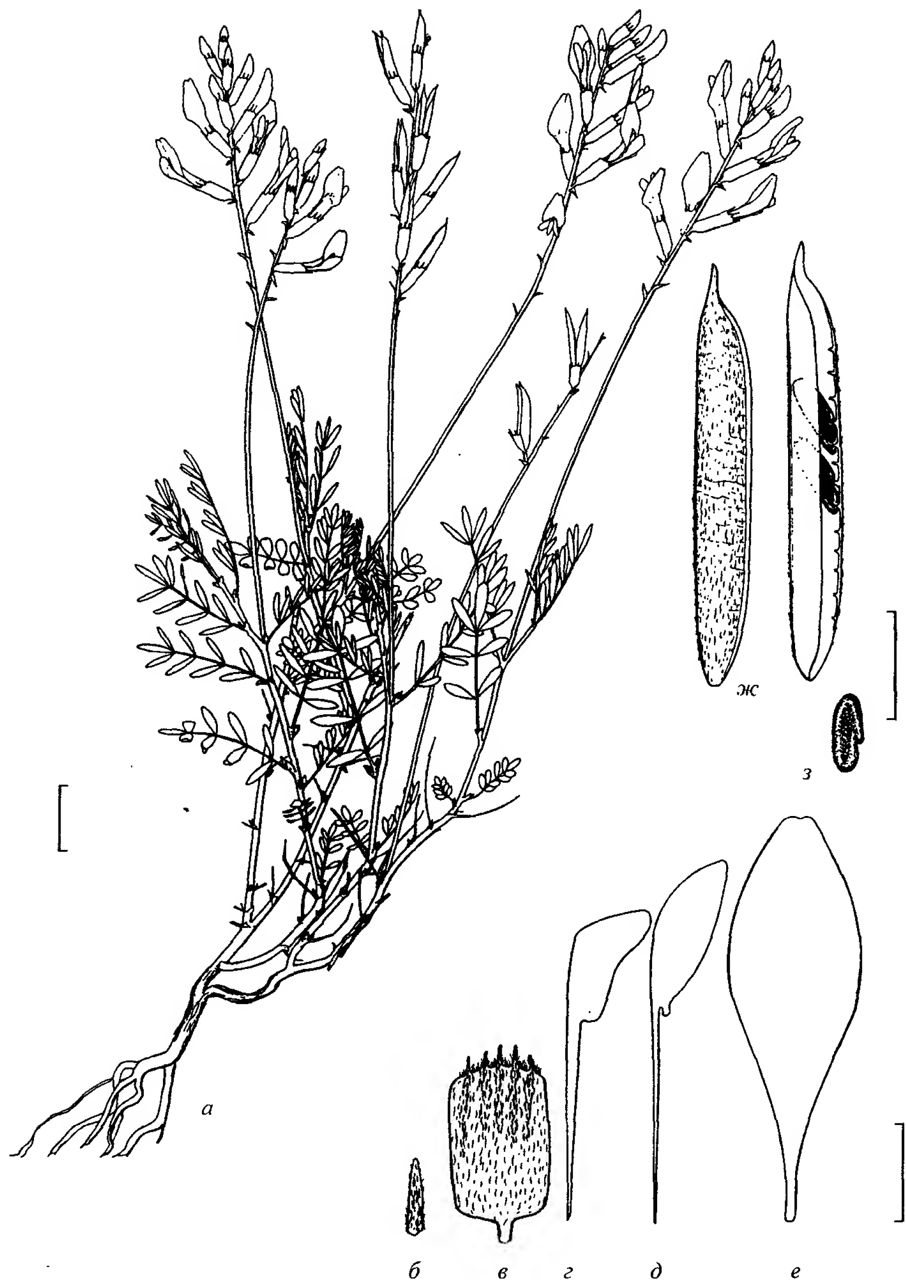
Haec species in honorem Herbarii SVER curatoris (1940—1970) et collectoris activi cl. M. M. Storozhevae nominatur.

Полукустарничек, 10—30 см выс. Побеги текущего сезона в числе нескольких (1—10) цветущие (оканчивающиеся 1—2 цветоносами), нередко также 1—3 стерильных, простые, прямые, одревесневающие, весьма густо (без промежутков между волосками) опушены двуконечными белыми, прижатыми очень мелкими волосками, многолетние (2—3-летние) побеги косо направленные, коричневые, 2—3(3.5) мм в диам., 2—10(15) см дл. Нижние стеблевые листья (обычно засыхающие к началу цветения), 1—4 см дл., (1)2—3-парные, с черешками в 1.5—2 раза короче пластинки, с листочками от обратнояйцевидных до продолговато-обратнояйцевидных, 5—7 мм дл.; средние стеблевые листья 4—6 см дл., 3—4(5)-парные, с черешками в 2—4 раза короче пластинки, с листочками от продолговатых до продолговато-обратнояйцевидных, 10—18 мм дл., 2.5—5(6) мм шир., снизу довольно густо, сверху редко опушены двуконечными прижатыми, белыми волосками. Нижние прилистники треугольные, 2—2.5 мм дл., верхние ланцетные 3—4 мм дл., все при основании (на 1.5—2 мм) с черешком сросшиеся, снаружи не густо опушены прижатыми белыми и черными волосками. Цветоносы 4—16 см дл., в 2.5—4 раза длиннее листьев (1.5—3 раза длиннее годичного побега), умеренно густо покрыты двуконечными прижатыми белыми волосками (вдвое более длинными, чем на побегах). Кисти 7—15-цветковые, в начале цветения почти головчатые затем рыхловатые, 2—6 см дл. Прицветники ланцетные, 3—5 мм дл. опушены прижатыми белыми и черными волосками, нередко 1—6 нижних пустые (нижние цветки не развиваются). Цветоножки 1—2 мм дл., 0.5 мм толщ. Чашечки коротко-трубчатые, умеренно густо опушены двуконечными прижатыми белыми волосками с примесью (полосками от зубцов) черных, в зеве изнутри густо беломохнатые, с прямо срезанной трубкой 7—8 мм дл., 2.7—3.0 мм шир., зубцами от продолговато-треугольных до линейно-ланцетных, 1.5—3.0 мм дл. Венчик молочно-белый или едва желтоватый. Флаг 22—24 мм дл., 9—11 мм шир., с продолговато-обратнояйцевидной или эллиптической на верхушке едва выемчатой пластинкой, к основанию постепенно суженной. Крылья немного короче флага, 20—22 мм дл., с пластинкой продолговатой, несколько расширенной (до 3—3.5 мм шир.) к более или менее закругленной верхушке, в 1.2—1.5 раза короче нитевидного ноготка. Лодочка 18—19 мм дл., с пластинкой в 1.5 раза короче ноготка. Бобы прямые или почти прямые, продолговато-ланцетные, почти двугнездные, 18—20 мм—дл., 3—3.5(4) мм шир., со спинки (стороны обращенной к лодочке) бороздчатые, на брюшке с выдающимся швом, покрыты белыми прижатыми волосками. Семена продолговато-почковидные, 3.5 мм дл., 1 мм шир. (см. рисунок).

Тип: Оренбургская обл., Гайский р-н, Губерлинские горы, гора Поперечная, окр. пос. Губерля. 14 VI 1978. Н. Салмина (holo- LE, iso- SVER).

Паратипы (paratypi). **Оренбургская губ.**, д. Андреевка Оренбургского уезда. 14 VI 1894 S. Korshinsky; Орский уезд, на пути между пос. Ново-Севастопольским и пос. Ново-Орским 6 VI 1917. М. Ильин (LE); **Казахстан**, Актюбинская обл. 3 км от пос. Водохранилище 3 VI 1984. В. Зуева; **Оренбургская обл.** станция Кувандык, берег р. Сакмара 4 VI 1977 А. Женбаров; Гайский р-н, Губерлинские горы, балка Тышкас, заповедник. 15 VI 1989. Л. Морозова; там же, правобережье р. Губерля между ж.-д. мостом и устьем р. Большая Кояла 27 VI 1997. М. Князев (все образцы SVER); ущелье Шимбутак 25 VI 1979. З. Рябинина (SVER и гербарий Института степи УрО РАН, Оренбург); Буртинская степь VI 1997. Она же (гербарий Института степи УрО РАН, Оренбург); **Башкортостан**, Зианчуринский р-н, 3 км к северо-западу от слияния рек Чумаза и Ускалка 17 VI 1998. М. Князев (SVER).

Родство. От *Astragalus albicaulis* отличается не вздувающимися после цветения чашечками, прижатым (а не оттопыренным) опушением бобов, более длинными черешками средних и верхних листьев (5—20 мм обычно 10 мм, а не 2—8 мм дл.). От *A. zingeri* отличается чашечками и бобами опушенными прижатыми (а не оттопыренными) волосками, более редкими соцветиями. От наиболее близкого *A. pallescens* может быть выделен более сильным одревеснением, листьями (2)3—5, а не 6—8-парными, с более широкими листочками, опушением в соцветии (оси соцветия, чашечек) и бобов, прижатыми волосками (а не с большей или меньшей примесью оттопыренных или полуоттопыренных волосков), цветками молочно-белыми, иногда желтоватыми (а не белыми или бледно лиловыми).



Astragalus storozhevae Knjasev var. *storozhevae*.

а — общий вид; *б* — прицветник, *в* — чашечка; *г* — лодочка; *д* — крыло; *е* — флаг; ж — боб (вид снаружи и внутреннее строение), *з* — семя. Масштабная линейка: *а* — 1 см, *б*—*з* — 5 мм.

Следует отметить, что *Astragalus storozhevae* хорошо отличается как от типа *A. pallescens* «Inter Nikolaief et Odessam. a. 1810» (LE), так и всего материала по этому виду с Украины и Молдавии, но значительно больше напоминает некоторые образцы с меловых обнажений из юго-западных районов России, которые М. Г. Попов (LE — in schedis) определял как промежуточные между *A. pallescens* и *A. macropus* Bunge (например, весьма напоминает наши растения образец: «Расти-

тельность Воронежской губернии. Меловые обнажения по р. Таловой Бобровского уезда. 3 VI 1915. Т. И. Попов», LE). Восточный вариант *A. pallescens* сближается с *Astragalus storozhevae* большим (чем у типа *A. pallescens*) одревеснением побегов, более широкими (до 3 мм шир.) листочками, преимущественно прижатым опушением в соцветии, с другой стороны, они, видимо, имеют постоянно бледно-лиловые цветки (а не молочно-белые, слегка желтые как у уральских растений). Характерно также экологическое отличие *A. storozhevae* от восточного варианта *A. pallescens* — растения из юго-западных районов Европейской части России произрастают по меловым обнажениям, тогда как *A. storozhevae*, в большинстве местонахождений, отмечался по ультраосновным изверженным и метаморфическим породам (серпентенитам, пироксенитам, дунитам, туфам базальтового состава) и лишь в одном местонахождении (близ д. Андреевки Саракташского р-на) собран на известняках. На меловых обнажениях, характерных для юго-западных районов Оренбургской обл. отсутствует как *A. storozhevae*, так и какой-либо из вариантов *A. pallescens*.

Распространение. Эндемик системы полупустынных низкогорий (мелкосопочников) обрамляющих долины рек бассейна среднего течения р. Урал (восточных, центральных районов Оренбургской обл. России и примыкающих территорий севера Актюбинской обл. Казахстана). На Урале он замещает восточно-европейский *A. pallescens* s. str. Как показало критическое изучение гербарных образцов, имеющихся в коллекциях Института степи УрО РАН (г. Оренбург) и Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), весь материал из Южного Урала, определенный как *A. pallescens* и *A. albicaulis*, относится к вновь описанному виду. По всей видимости, указания в «Конспекте флоры Оренбургской области» (Рябинина, 1998), о распространении *A. pallescens* и *A. albicaulis* в Оренбургской обл. необходимо рассматривать как относящимися к *A. storozhevae*.

Вид назван в честь хранителя гербария (1940—1970 гг.) Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), активного коллектора Марии Михайловны Сторожевой.

a. *Astragalus storozhevae* var. *storozhevae*

b. Astragalus storozhevae var. longiracemosa Knjasev var. nov.

A *Astragalus storozhevae* var. *storozhevae* inflorescentia a anthesi ineunte laxa (nec subcapitata) dein 6—10 cm lg. (nec 4—6 cm lg.), calyce fauce oblique (nec subrecti) truncato differt.

Typus. Kasachstan, Reg. Aktyubinsk, distr. Stepnoj, fodina Tajketken 2 VI 1948. M. M. Storozheva (holo- LE, iso- SVER).

От типового *Astragalus storozhevae* var. *storozhevae* отличается соцветиями еще в начале цветения рыхлыми (а не головчатыми), до 6—10 см дл. (а не 4—6 см дл.), чашечкой в зеве косо (а не прямо) срезанной.

Тип. Казахстан, Актюбинская обл., Степной р-н, рудничный пос. Тайкеткен 2 VI 1948. М. Сторожева (holo- LE, iso- SVER).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Рябинина З. Н. Конспект флоры Оренбургской области. Екатеринбург, 1998. 163 с.

SUMMARY

A new species *Astragalus storozhevae* (sect. *Xiphidium* Bunge) from the South Urals is described. *A. storozhevae* is related to the East European *Astragalus pallescens* Bieb. and substitutes it in the Urals.

УДК 582.623.2 Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 4

© И. В. Беляева

НОВЫЙ ВИД РОДА *SALIX* (*SALICACEAE*) С УРАЛА

I. V. BELYAEVA. NEW SPECIES OF THE GENUS *SALIX* (*SALICACEAE*) FROM THE URALS

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург
e-mail: irinavbelyaeva@mail.ur.ru
Поступила 21.02.2001

Приведено описание нового вида *Salix uralicola*, эндемика Урала.
Ключевые слова: новый вид, *Salix*.

В 1990 и 1996 гг. во время экспедиционных работ на Полярном Урале и в заповеднике «Денежкин Камень» (Северный Урал) автором были найдены растения рода *Salix* секц. *Arbuscella* Seringe ex Duby, обладающие рядом характерных и устойчивых признаков, которые не укладывались ни в одно из существующих описаний видов для данных регионов. Сравнительный анализ гербарного материала, хранящегося в гербариях Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), Главного ботанического сада РАН (MHA), Ботанического ин-та им. В. Л. Комарова РАН (LE), Московского ун-та им. М. В. Ломоносова (MW), Пермского ун-та им. А. М. Горького (PERM), показал, что был найден новый, эндемичный для Урала вид ивы, описание и ареал которого приводятся ниже.

Salix uralicola I. Beljaeva sp. nov. Frutex 0.15—0.60 m alt. Rami biennes rufello-fusci, glabri, nitiduli; rami annotini rufido-fusci, internodiis 3.0—7.0 mm, opacis, pubescentia sparsa tomentella. Gemmae floriferae gemmis foliiferis subaequales. Stipulae 0.8—2.0 mm lg., triangulares, semicordatae vel reniformes, margine glandulosae, diu persistentes. Folia obovata supra medium latissima, 15.0—35.0 mm lg. et 6.0—15.0 mm lt., nervis paribus 10—12, distincte parallelicus, rufescentibus et subtus paulo exsertis, breviter acuminata, apice corrugata, margine revoluta, tenuiter glanduloso-dentata, supra atro-viridia vel viridia, nitida, sparce tomentella vel glabra, stomatifera prope apicem foliorum, subtus glaucescentia, opaca, per tota superficie vel solum ad nervos principales et ad apicem foliorum pilis albis rufis adpressis pubescentia. Amenta coaetanea pedunculo brevi folioso compacta, multiflora. Pedunculus et axis amentae breviter velutino-pubescentes. Bracteae oblongae, in floribus femineis rufulae vel rufulo-fuscae apice rotundatae pilis longis rectis albis pubescentes, in floribus masculinis bicolores, apice paulo obscuro. Ovarium ovoideo-conicum, rufulum, dense sericeo-pilosum, stipite pubescenti. Stylus atropurpureus, non fissus, stigmate concolore circa duplo longior. Nectarium unum adaxiale, conicum vel oblongum, rufulum. Stamina dua, libera vel ima basi connata, glabra. Capsulae maturae rufulae dense tomentellae. Semina in capsula sena—dena. Floret fine Julio—initio Augusto, fructificat Augusto.

Typus: «Tundra muscoso-lichenoso-fruticulosa in planitie excelsa jugi principalis («montes Ural Magnus») ad fontes fl. Solva. In territorio reservati „Denezhkin Kamen". Montes Uralenses boreales. 25 Augusti 1960, M. Storozheva» (MHA).

Affinitas. A *Salice phylicifolia* L. gemmis monomorphis, stipulis longe persistentibus, foliorum pubescentia, forma apicis, nervatione necnon marginis dentatione, bractearum colore et forma, stylis longis, styli et stigmatis proportione differt.

A *S. arbuscula* L. indumento et forma foliorum, foliorum apicis forma, margine necnon dentatione, bractearum colore et forma, styli et stigmatis proportione, longitudine pedicelli ovarii et numero seminis in capsulis differt.

A *S. pulchra* Cham. gemmis monomorphis, stipularum forma, foliorum margine et dentatione, bractearum colore et forma, styli et stigmatis proportione differt.

Area geographica speciei in figura 1 allata. In regione subalpina et alpina Montium Uralensium. Habitat in tundris montanis et in tundris lapidosis planitierum. Species endemica.

Кустарник 0.15—0.60 м выс. Двулетние побеги красновато-бурые, голые, почти блестящие; однолетние побеги рыжевато-бурые с междоузлиями от 3.0 до 7.0 мм, матовые, опушение рассеянное, коротковойлочное. Цветочные почки внешне не отличаются от листовых. Прилистники 0.8—2.0 мм дл., треугольные, полусердцевидные или почковидные, железистые по краю, долго сохраняющиеся. Листья обратнояйцевидные, с наибольшей шириной выше середины, 15.0—35.0 мм дл. и 6.0—15.0 мм шир., с 10—12 парами параллельных рыжеватых, выступающих с нижней стороны жилок, коротко заостренные, с замятой верхушкой, с подвернутым тонкожелезисто-зубчатым краем, сверху темно-зеленые или зеленые, блестящие, с рассеянным коротковойлочным опушением или голые, с устьицами возле верхушки листа, снизу сизоватые, матовые, опушенные по всей поверхности или только вдоль главной жилки и у верхушки листа шелковистыми белыми и рыжими, прижатыми волосками. Сережки одновременные на короткой олиственной ножке, плотные, многоцветковые. Ножка и ось сережки коротко бархатисто опушенные. Прицветные чешуи продолговатые, в женских цветках — рыжеватые или рыжевато-бурые, с округлой верхушкой, опушенные длинными прямыми белыми волосками, в мужских цветках — двуцветные, с более темной верхушкой. Завязь яйцевидно-коническая, рыжеватая, густо шелковисто опушенная, на опушенной ножке. Столбик темно-пурпуровый, нерасщепленный, примерно в 2 раза длиннее так же окрашенных рылец. Нектарник один, адаксиальный, примерно в 1.5 раза длиннее ножки завязи, конический или продолговатый, рыжеватый. Тычинок 2, свободных или сросшихся только у самого основания, голых. Зрелые коробочки рыжеватые, густо шелковисто опушенные. Семян в коробочке 6—10. Цветет в конце июля—начале августа, плодоносит в августе.

Тип: «Мохово-лишайниково-кустарничковая тундра на плато главного хребта («Большой Урал») в верховьях р. Сольва. Территория заповедника „Денежкин Камень". Северный Урал. 25 августа 1960 г., М. Сторожева» (МНА).

Паратипы (paratypi). «Свердловская обл., Североуральский р-н, заповедник „Денежкин Камень", 1 км к югу от Кулаковского перевала, каменистая мохово-лишайниковая, кустарничковая тундра, alt. 960 m. s. m., 26 VII 1996 г. Образец № 2. Собрала и определила И. В. Беляева»; «Мохово-лишайниково-кустарничковая тундра на плато главного хребта («Большой Урал») в верховьях р. Сольва. Территория заповедника „Денежкин Камень". Северный Урал. 25 августа 1960 г., М. Сторожева» (SVER); «Свердловская обл., зап. „Денежкин Камень". Верхний предел леса на Журавлевом Камне. 26 VII 1956, А. Хохряков» (МНА); «Северный Урал. Конжаковский Камень. Севернее россыпи. *H* = 1200 м. Пояс тундр. Редко. Мелкий кустарник. 22 VII 1959, К. Игошина» (LE).

Родство. От *Salix phylicifolia* отличается мономорфными почками, наличием долго сохраняющихся прилистников, опушением листьев, формой верхушки листьев, наличием устьиц на верхней стороне листа, жилкованием, характером края листа и зубчатости, цветом и формой прицветных чешуй, длинными столбиками и соотношением длины столбика и рылец. От *S. arbuscula* отличается опушением и формой листьев, формой верхушки листьев, жилкованием, характером края листа и зубчатости, цветом и формой прицветных чешуй, соотношением длины столбика и рылец, длиной ножки завязи, числом семян в коробочках. От *S. pulchra* отличается мономорфными почками, формой прилистников, характером края листа и зубчатости, цветом и формой прицветных чешуй, соотношением длины столбика и рылец.

Ареал вида представлен на рис. 1. В подгольцовом и горнотундровом поясе гор и в каменистых равнинных тундрах Урала. Эндемик.

Основные морфо-биологические особенности *S. uralicola* отражены на рис. 2, 3.

Ниже процитированы этикетки некоторых наиболее типичных гербарных образцов *S. uralicola*, хранящихся в центральных гербариях и отражающих особенности

Рис. 1. Ареал *Salix uralicola.*

1 — граница Уральской физико-географической страны, *2* — места нахождения вида.



Рис. 2. Особенности морфологии вегетативных и генеративных органов *Salix uralicola*.

А — фрагмент растения; Б — облиственный однолетний побег; В — однолетний побег в безлистном состоянии; Г — почка; Д — лист с обратной стороны; Е — фрагмент побега с прилистниками (прл.); Ж — женская сережка; З — женский цветок и прицветная чешуя; И — мужская сережка; К — мужской цветок и прицветная чешуя; Л — плодолистик со следами прикрепления семян; М — семя. Масштабная линейка: А, Б, В, Д, И, Ж — 10 мм; Г — 5 мм; З, К, Л, Е — 1 мм; М — 0.5 мм.



Рис. 3. Голотип *Salix uralicola.*
Масштабная линейка: 10 мм.

распространения, а также изменчивости описываемого вида. Для удобства последующих ссылок нами принята сквозная нумерация этих образцов.

Specimina examinata: МНА: 1) «*Salix uralicola.* I. Beljaeva, Полярный Урал, гора Красный Камень, каменистая тундра, среди *Betula nana.* VIII 1990 г. И. Беляева»; 2) «*S. phylicifolia* L.? Северный Урал, заповедник „Денежкин Камень", западный склон горы Денежкин Камень, перевал рядом с горой Рубель, тундра осоковая, 900—1000 м. 07 VIII 1999. О. Епанчинцева, rev. 29 I 2001 *S. uralicola* I. Beljaeva. И. Беляева»; 3) «*S. phylicifolia* L.? Северный Урал, заповедник „Денежкин Камень", верхняя граница лесного пояса, вдоль русла р. Сухой Шарп, 600 m. s. m., 07 VIII 1999. О. Епанчинцева, rev. 29 I 2001 *S. uralicola* I. Beljaeva. И. Беляева»; 4) «*Salix uralicola* I. Beljaeva. Северное Зауралье, бассейн р. Сев. Сосьва, близ пос. Приполярный, верхнее течение р. Толья (правый приток р. Волья), по дороге на г. Ярута, горная тундра. 13 VII 2000. Собр. А. Васина, опр. 20 I 2001. И. Беляева»; 5) «*Salix phylicifolia* L. Северный Урал — „Денежкин Камень", южный отрог — Пихтовый увал, 800 м, среди березового криволесья. 30 VII 1951. А. Скворцов, rev. 29 I 2001 *S. uralicola* I. Beljaeva. И. Беляева»; 6) «*S. glauca* L. vel *S. glauca* × *phylicifolia.* Северный Урал — „Денежкин Камень", южный отрог — Пихтовый увал, 800 м, среди березового криволесья. 30 VII 1951. А. Скворцов. rev. 29 I 2001 *S. uralicola* I. Beljaeva. И. Беляева»; MW: 7) «*S. phylicifolia* L. Ср. Урал, Свердл. обл., Карпинский р-н, сев. склон горы Косьвинский Камень. Субальпийские луговины с ивами среди россыпей. 1000 м, 5 VIII 1975. Собр. В. Куваев, опр. А. Скворцов»; 8) «*Salix phylicifolia* L. Ср. Урал, Свердл. обл., Карпинский р-н, стланиково-кустарниковые заросли на южн. склоне, выс. 1253.8 м (южн. отроги Конжаковского Камня), кустарник 0.4 м, 14 VIII 1975. Собр.

В. Куваев, опр. А. Скворцов»; 9) «*S. pulchra* Cham. Центральная часть хребта. Фрагменты мелкозема среди камней на платообразной вершине отрога высотой 1349 м по правому берегу р. Торговой (правый приток Щугора). 21 VII 1948. В. Куваев, rev. *S. phylicifolia* L. А. Скворцов»; 10) «*S. pulchra* Cham. Приполярный Урал. Вост. склон хребта, мелкозлаковая ерниковая тундра *Betula nana* — *Poa alpina* + *Festuca supina* — *Dicranum* под южн. окраиной платообразной вершины высотой 842 м по левому берегу р. Вост. Болбан-Ю (правобережье Хулги), 800 м. 5 VII 1949. В. Куваев, rev. *S. phylicifolia* L. А. Скворцов»; 11) «*Salix phylicifolia*? К оз. Тагара-Ты. Склон северной экспозиции. 2 VIII 1936. Карская эксп. Ф. Леонтьева, rev. *S. phylicifolia* L. А. Скворцов»; 12) «*S. phylicifolia* L. Тюм. обл., Ямало-Ненецкий национальный округ. В 100—120 км восточнее пос. Нумги. По долинам ручьев и нижним частям склонов с выходом палеогеновых глин. 9 VIII 1964 leg. Солдатенкова, det. Скворцов»; LE: 13) «*S. phylicifolia*. Ср. Урал. На вершине г. Качканар. Среди криволесья. 20 VIII 1925. К. Игошина»; 14) «*S. phylicifolia* (× *xerophila*?) Южный Урал: Башкирия. Гора Шатак. Средняя часть. Ивняки среди сенокосных полян. Верх лесного пояса. 13 VI 1955. К. Игошина. rev. *S. phylicifolia* L. × ? (скорее всего, × *glauca* L.) 1960. А. Скворцов»; 15) «*S. phylicifolia* Южный Урал близ г. Ямантау, северный склон хребта Машак. Ивовые заросли. 30 VII 1940. Б. Тихомиров»; 16) «*S. phylicifolia* L. Южный Урал, г. Ямантау. *H* = ок. 1500—1550 м, разнотравно-злаковый горный луг. 28 VII 1940. Собр. Б. Тихомиров, опр. К. Игошина»; 17) «*Salix phylicifolia* L. Средний Урал. Хребет Еловский Урал. Восточный склон. Ивняки субальпийского пояса. 6 VIII 1940. Собр. Б. Тихомиров, опр. М. И. Назаров»; 18) «*Salix phylicifolia* L. × ? Северный Урал. Серебрянский Камень, горная тундра. 1 VIII 1959. Собр. К. Игошина, опр. А. Скворцов»; 19) «*Salix phylicifolia* L. Северный Урал, Перевальный Камень, горные тундры, *H* = ок. 1200 м, стланик. 16 VII 1959. Собр. К. Игошина, опр. А. Скворцов»; 20) «*Salix phylicifolia* L. × ? Северный Урал. Косьвинский Камень, поле тундр, близ вершины горы, *H* = 1400 м, стелется. 27 VII 1959. Собр. К. Игошина, опр. А. К. Скворцов»; 21) «*Salix pulchra* Cham. Полярный Урал. Хальмер-Ю, равнинные тундры. 15 VII 1956. Собр. К. Игошина. Rev. inter *S. phylicifoliam* L. et *S. pulchram* Cham. 1957. А. К. Скворцов»; 22) «*S. species* Полярный Урал: Варга-Шор. Равнинные тундры, в ернике, $H_{ивы}$ = 30—40 см. 12 VII 1956. Собр. К. Игошина, опр. inter *S. phylicifoliam* L. et *S. pulchram* Cham. 1957. А. Скворцов»; 23) «*S. species* Полярный Урал: Сейда, лесотундра в редколесье из ели и березы. 23 VII 1956. Собр. К. Игошина, опр. inter *S. phylicifoliam* L. et *S. pulchram* Cham. 1957. А. Скворцов»; 24) «*S. arbuscula* var. *waldsteiniana* Денежкин Камень. 23 VI 1876. Пермская губерния. Собр. П. Крылов, rev. *S. phylicifolia* L. А. Скворцов»; 25) «*S. arbuscula* L. Сев. Урал, в каменистой полосе за пределом лесной растительности по г. Мани-Хачет-Чахль. 21 VII 1887. Собр. И. Кузнецов, опр. С. Коржинский. Confirm. *S. arbuscula* L. P. Siuzev, rev. *S. phylicifolia* L. А. Скворцов»; 26) «*S. arbuscula* L.? (× ?) Средний Урал. Косьвинский Камень, восточный склон, за пределами древесной растительности. 4 VII 1940. Собр. Б. Тихомиров, опр. М. Назаров, rev. *S. phylicifolia* L. × ? А. Скворцов»; 27) «*Salix arbuscula* L. (?) Средний Урал. Хребет Уральский Поясовый Камень. Пятнистая каменистая тундра. 30 VIII 1940. Собр. Б. Тихомиров, опр. М. Назаров, rev. *S. phylicifolia* × ? А. К. Скворцов».

Здесь процитирована примерно 1/6 часть изученных гербарных сборов, но и она наглядно демонстрирует неоднозначность взглядов различных исследователей на таксономическую принадлежность перечисленных образцов. Причиной разного определения образцов (среди которых многие отмечены знаком вопроса) могло быть то, что *S. uralicola* обладает специфической комбинацией признаков, характерных для разных видов этой секции (в том числе видов, не произрастающих на Урале) в разное время года.

Наибольшее число гербарных образцов было причислено к *S. phylicifolia*, отнесенной А. К. Скворцовым в подсекц. *Bicolores*. Однако наличие у *S. uralicola* мономорфных почек и светлоокрашенных прицветных чешуй однозначно подтверждает ее принадлежность к подсекц. *Arbusculae*. Наиболее близко к пониманию этого вида подошел П. Н. Крылов, определивший один из образцов *S. uralicola* (образец 24) как *S. arbuscula* var. *waldsteiniana*. Действительно, *S. uralicola* очень похожа на *S. waldsteiniana* Willd., произрастающую только в горах Европы, отличаясь от последней специфическим опушением листьев, характером зубчатости края листа и значительно более короткими столбиками.

Некоторые из вышеперечисленных образцов отнесены к гибридам, но признать то, что описываемая ива является гибридом, мы не можем из-за отсутствия для этого достаточных оснований. По нашим наблюдениям, *S. uralicola* образует в природе популяции, в которых в равной степени представлены мужские и женские особи, скрещивающиеся между собой и образующие полноценные семена, и отсутствуют особи, у которых проявляются промежуточные признаки гибридного потомства. Известно также, что устойчивые природные гибриды образуются и поселяются чаще всего в нарушенных местообитаниях и не имеют оформленных ареалов, тогда как ареал *S. uralicola* хорошо очерчен, а вид приурочен к каменистым тундрам с преобладанием *Betula nana*. Встречается он также по берегам горных ручьев и речек,

предпочитая хорошо дренированные субстраты, однако может расти и в заболоченных тундрах.

В пределах ареала *S. uralicola* по своим морфолого-экологическим характеристикам довольно однородный вид, хотя и обладает выраженной изменчивостью. Так, большая часть растений с Южного Урала имеет специфическое опушение листьев: листья опушены только с верхней стороны, с нижней — они либо голые, либо опушены лишь вдоль главной жилки и у верхушки. Кроме того, листья растений с Южного Урала более крупные, с более длинными черешками и менее выраженной «замятостью» верхушек листьев. В популяциях Северного Урала преобладают типичные растения, листья которых опушены с обеих сторон. На Приполярном и Полярном Урале растения с опушенными и неопушенными листьями встречаются примерно в равном количестве.

Многолетние работы по межвидовой гибридизации видов *Salix*, проводимые нами в Ботаническом саду УрО РАН, показали, что легкая скрещиваемость у ив сочетается с низкой устойчивостью и ярко выраженным явлением гетерозиса гибридного потомства. Устойчивость *S. uralicola* в природе и отсутствие у нее гетерозиса являются еще одним подтверждением того, что эта ива является самостоятельным видом.

Если предположить, что *S. uralicola* — гибрид, то возникают значительные трудности при попытке назвать виды, участвовавшие в гибридной комбинации. Так, в части цитированных этикеток указан только один родитель — *S. phylicifolia* (образцы: 18, 20, 26, 27). В отдельных случаях, по мнению А. К. Скворцова, одним из родителей является *S. glauca* (образцы 6 и 14). Однако опушение, делающее *S. uralicola* внешне похожей на *S. glauca*, имеет характер, присущий видам секц. *Arbuscella*, но не видам секц. *Glaucae*. Такое же опушение, как у *S. uralicola*, имеют некоторые европейские (*S. bicolor* Ehrh. ex Willd.) и северо-американские (*S. planifolia* Pursh.) представители секции. Образцы 21—23 рассматриваются А. К. Скворцовым как возможный гибрид между *S. phylicifolia* и *S. pulchra*. Но этому противоречит существование популяции *S. uralicola* на Южном Урале, где отсутствуют как *S. phylicifolia*, так и *S. pulchra*. В то же время в других частях ареалов, там, где *S. phylicifolia*, *S. glauca* и *S. pulchra* произрастают вместе (например, на Кольском п-ове, в Скандинавии, в Западной Сибири), мы не нашли гербарных образцов, похожих на *S. uralicola*.

Все изложенное выше позволяет нам заключить, что *S. uralicola* является хорошим видом. Более того, необычное сочетание у этого вида признаков, отличных от многих других представителей секции, и его уральский эндемизм делают возможной гипотезу о том, что этот вид имеет более древнее происхождение, чем остальные виды из секц. *Arbuscella*.

Благодарности

Автор выражает свою глубокую признательность и искреннюю благодарность проф. А. К. Скворцову за ценные советы и замечания, проф. А. П. Дьяченко за помощь в организации и проведении экспедиционных работ на Северном и Полярном Урале.

SUMMARY

A description is given for a new species, *Salix uralicola*, endemic to the Urals.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 593.16 : 581.527(477)

© Д. В. Леонтьев

НОВЫЕ ДЛЯ УКРАИНЫ ВИДЫ *CHRYSOPHYCEAE* ИЗ ВОДОЕМОВ ХАРЬКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

D. V. LEONTJEV. *CHRYSOPHYCEAE* SPECIES FROM KHARKOV REGION, NEW FOR UKRAINE

Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина, биологический факультет, научно-исследовательская часть
Украина, 61166 Харьков, пл. Свободы 4
e-mail: protista@mail.ru
Поступила 22.11.2000
Окончательный вариант получен 14.08.2001

Приведены сведения о нахождении новых для Украины водорослей — 3 видов и 1 разновидности *Chrysophyceae* на территории Харьковской обл.
Ключевые слова: *Chrysophyceae*, дополнение к флоре, Украина.

С февраля 1998 по март 2000 г. автором проводилось изучение золотистых водорослей (*Chrysophyceae*) Харьковской обл., в ходе которого были выявлены новые для территории Украины 3 вида и 1 разновидность. Находки сделаны в весенне-летнее время в разнотипных стоячих и медленнотекущих водоемах: в озере, пруду, водохранилище и сфагновом болоте.

Материал был собран с помощью сети Апштейна, транспортировался в закрытой стеклянной посуде. Поскольку многие *Chrysophyceae* весьма чувствительны к изменениям окружающей среды, водоросли исследовались в живом состоянии с использованием светового микроскопа. Определение видов проводилось с помощью ряда руководств (Pascher, 1913; Матвиенко, 1954; Матвієнко, 1965; Starmach, 1980, 1985).

Epipyxis condensata (Mack) Hilliard et Asmund (=*Dinobryon condensatum* Mack, *D. condensatum* var. *planctonicum* Skuja, *Hyalobryon minutum* Mack sensu Petersen et Hansen). Широко распространенный вид, известный из Европы и Северной Америки, однако на Украине до сих пор не отмечавшийся (Матвієнко, 1965; Сиренко и др., 1989; Никифоров, 1993). Несколько экземпляров этого вида найдено автором в августе 1999 г. в планктоне Краснопавловского водохранилища (Лозовской р-н Харьковской обл.) среди нитей желто-зеленой водоросли *Tribonema* sp.

Обнаруженные экземпляры соответствуют описанию, данному K. Starmach (1980 : 346). Домики прозрачные, цилиндрические, 15—20 мкм дл. и 4—5 мкм в диам., незначительно расширены у отверстия. Чешуйки домиков — около 4 мкм дл. Цисты сферические, около 5 мкм в диам. Колонии не наблюдались.

Epipyxis utriculus Ehrenberg var. *reticulatum* (Skuja) Hilliard et Asmund (=*Dinobryon utriculus* (Ehrenberg) Klebs var. *reticulatum* Skuja). Представители других разновидностей вида (*Epipyxis utriculus* var. *utriculus* и var. *pusilla* Awer.) широко распространены на территории Украины и, в частности, Харьковской обл. (Матвієнко, 1965). Однако var. *reticulatum* до сих пор отмечалась лишь в планктоне озер Швеции (Starmach, 1980, 1985). Нами окончательный вариант найден в апреле 1999 г. в Моховатом болоте (окр. г. Харькова), и в августе 1999 г. в планктоне Краснопавловского водохранилища; в обоих случаях наблюдалось массовое развитие водоросли.

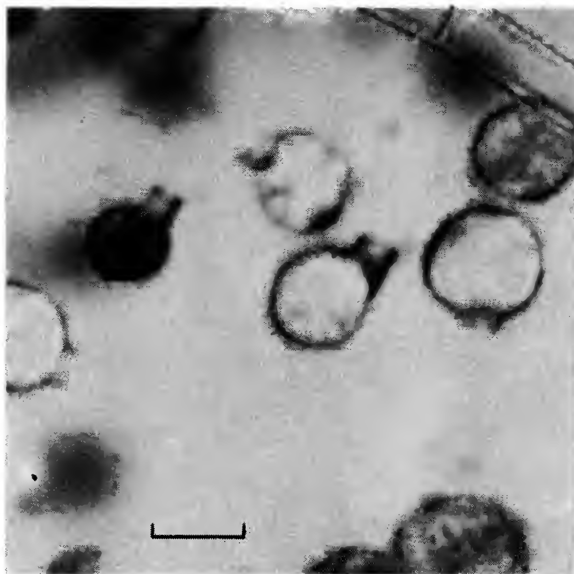


Рис. 1. Домики *Lagynion ellipsoideum* Fott на частице детрита.
Масштабная линейка: 5 мкм.

Обнаруженные образцы соответствуют описанию, данному О. М. Матвієнко (1965 : 256). Домики бокаловидные, около 20 мкм дл. и 6—7 мкм в диам., имеют четко выраженную сетчатую структуру и коричневатую окраску. Протопласты обратнояйцевидные, заполняют 4/5 пространства домика. Цисты не наблюдались.

Lagynion ellipsoideum Fott (sensu Starmach, 1980, non sensu Matvienko, 1965). Этот вид был описан в старице р. Влтавы в западной Чехии. Наша находка *L. ellipsoideum*, по-видимому, является 2-й после авторского описания. Вид отмечен в массовом количестве в естественном пруду на р. Берестовенька в окр. г. Краснограда в августе 1999 г. (рис. 1). Впервые *L. ellipsoideum* обнаружен на частицах растительного детрита.

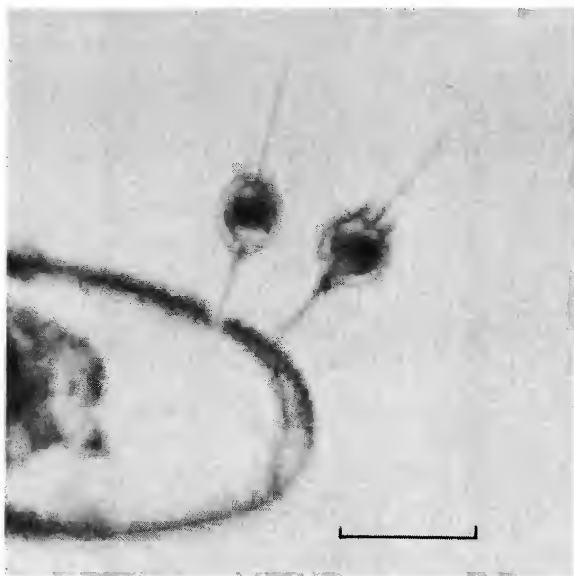


Рис. 2. *Stylochrysallis parasitica* Stein на нити *Cladophora* sp.
Масштабная линейка: 10 мкм.

Экземпляры соответствуют описанию, данному K. Starmach (1980 : 540). Домики эллиптические при виде сбоку и округлые при виде сверху, до 8 мкм дл. и до 4 мкм шир. Стенки домиков полупрозрачные, имеют желто-коричневую окраску. Воротничок отсутствует у молодых клеток и достигает длины 2 мкм у старых.

Stylochrysallis parasitica Stein. Вид широко распространен в Западной и Северной Европе, однако в Восточной Европе, в частности на Украине, до сих пор не был отмечен (Матвієнко, 1965; Сиренко и др., 1989; Никифоров, 1993). Нами найден в марте 2000 г. в Основянском оз. в окр. г. Харькова. 2 экземпляра этого вида обнаружены на апексе нити *Cladophora* sp. (рис. 2).

Обнаруженные представители соответствуют описанию, данному K. Starmach (1980 : 393). Домики овальные, 9 мкм дл. и 6 мкм шир., отверстие домика 2 мкм в диам., стебелек — 7—8 мкм дл. Ризоподия одиночная, простая, шиловидная, до 10 мкм дл.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Матвиенко А. М. Золотистые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР в 14 выпусках. М., 1954. Вып. 3.

Матвієнко О. М. Золотисті водорості (=*Chrysophyta*) // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Київ, 1965. Т. 3. Ч. 1. 367 с.

Никифоров В. В. Chrysophyta горного Крыма и Украинских Карпат: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1993. 27 с.

Сиренко Л. А., Кореллякова И. Л., Михайленко Л. Е. и др. Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. Киев, 1989. 232 с.

Pascher A. Flagellatae 2 // Die Süßwasserflora Deuchlands, Österreichs und Schweiz. Jena, 1913. Hf 2. 192 S.

Starmach K. Chrysophyceae = Zlotowiciowce (oraz zooflagellata winozyjace) // Flora slodkowodna Polski. Warszawa, Krakow, 1980. T. 5. 774 s.

Starmach K. Chrysophyceae und *Haptophyceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart, New York, 1985. Bd 1. 515 S.

SUMMARY

Three species and one variety of *Chrysophyceae*, new for Ukraine, are recorded in Kharkov Region. Data on their morphological features and original photos are presented.

УДК 58.9(-925.17) Бот. журн., 2002 г., т. 87, № 4

© Е. А. Чубарь

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ ОСТРОВОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО МОРСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО)

E. A. TCHUBAR. ADDITION TO FLORA OF ISLANDS OF THE FAR EAST MARINE RESERVE (PETER THE GREAT BAY)

Дальневосточный государственный морской заповедник Института биологии моря ДВО РАН
Владивосток
e-mail: inmarbio@mail.primorye.ru
Поступила 25.06.2001

Приведены новые виды для флоры островов Дальневосточного государственного морского заповедника, из которых *Dryopteris monticola* впервые указан для Южного Приморья.

Ключевые слова: флористические находки, заповедник, Южное Приморье.

Щитовник горный *Dryopteris monticola* (Makino) C. Chr., известный для России ранее с островов Монерон и Кунашир (Ворошилов, 1966, 1982, 1985; Воробьев и др., 1974; Цвелёв, 1991), был обнаружен автором в июне 1995 г. на о-ве Большой Пелис, расположенном в заливе Петра Великого. Последующие сборы в 1999—2000 гг. позволили определить примерную численность вида, его фитоценотическую приуроченность и жизненное состояние. *D. monticola* образует довольно крупные скопления (по 15—50 особей) на северных и северо-западных склонах северной части острова в многопородных широколиственных лесах, а на крутых склонах — в дубово-грабовых лесах. Группировки его включают молодые вегетативные и генеративные растения высокого уровня жизненности. Розетки щитовника состоят из 4—7 листьев-вай 90—135 см выс. и 25—30 см шир. Крупные экземпляры характеризуются длинными перышками до 29—32 мм дл., что практически вдвое превышает их размеры у южно-курильских и сахалинских растений.

Активная ценотическая роль щитовника горного в коренных растительных сообществах о-ва Большой Пелис и полночленный возрастной состав группировок свидетельствуют в пользу автохтонного происхождения его местной популяции.

Автором обнаружены и собраны следующие виды сосудистых растений, новые для флоры островов Дальневосточного морского заповедника.

Bidens frondosa L. О-в Фуругельма, бухта Северная, на склоне террасы, в полосе птичьего базара, 19 IX 2000.

Botrychium robustum (Rupr.) Underw. О-в Большой Пелис, западное побережье, кленово-ясенево-липовый лес, 22 VIII 2000; там же, северный склон от тригопункта, полынник разнотравно-злаковый, 24 X 2000.

• *Carex botrichostigma* Maxim. Мыс Островок Фальшивый, смешанный широколиственный лес, вдоль троп, 30 V 2000.

C. duriuscula C. A. Mey. Мыс Островок Фальшивый, у кордона охраны, на задернованных песчаных валах, 2 VI 2000.

Digitaria asiatica Tzvel. Мыс Островок Фальшивый, у кордона охраны, вдоль дорог, 25 IX 2000.

Persicaria extremiorientalis (Worosch.) Tzvel. (*Polygonum extremiorientale* Worosch.). О-в Фуругельма, бухта Северная, на склоне террасы, в полосе птичьего базара, 19 IX 2000.

Polygonatum acuminatifolium Kom. О-в Фуругельма, окр. бухты Западной, дубняк разнокустарниковый разнотравно-мелкоосочковый, 25 V 2000; Мыс Островок Фальшивый, юго-западный склон, дубняк разнокустарниковый, 30 V 2000.

Pterocypsela triangulata (Maxim.) Shih (*Lactuca triangulata* Maxim.). О-в Стенина, восточное побережье, смешанный широколиственный лес, 7 VII 2000; о-в Большой Пелис, западное побережье, смешанный широколиственный лес, 22 VIII 2000.

Tripolium pannonicum (Jacq.) Dobrocz. (*T. vulgare* Nees). Мыс Островок Фальшивый, отмели и берега солоноватых проток и водоемов, 24 IX 2000.

Taraxacum mongoliforme Doll. Мыс Островок Фальшивый, у кордона охраны, на задернованных песчаных валах, 3 VI 2000.

Viola variegata Fisch. ex Link. О-в Веры, северный склон террасы, разнотравно-полынно-злаковый луг, 1 VI 2000.

Растения определены в научной лаборатории заповедника, сверены в Дальневосточном региональном гербарии (VLA, г. Владивосток). Дубликаты переданы в LE.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н. и др. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., 1974. 372 с.

Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока (конспект с таблицами для определения видов). М., 1966. 477 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М., 1985. С. 139—200.

Цвелёв Н. Н. Щитовниковые — *Aspidiaceae* Mett. ex Frank // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л., 1991. С. 47—59.

SUMMARY

Data on a record of *Dryopteris* species new for Primorye, and a list of plants new for the islands of the Far East Marine Reserve (Peter the Great Bay of the Sea of Japan) are presented.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 4)

Стр.

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582 (571.62)

© С. А. Волкова, Д. Д. Басаргин

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ ФЛОРЫ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

S. A. VOLKOVA, D. D. BASARGIN. CHROMOSOME NUMBERS OF SPECIES OF CHABAROVSK TERRITORY FLORA

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН
690022 Владивосток, пр. 100-лет Владивостоку, 159
факс 7 (4232) 314-050
e-mail: piboc@stl.ru
Поступила 19.07.2001

Приведены числа хромосом (2n) для 26 видов растений (12 семейств).
Ключевые слова: числа хромосом, флора, Хабаровский край.

В статье приведены числа хромосом для 26 видов растений 12 семейств. Знаком «*» отмечены виды, числа хромосом для которых определены впервые. Названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1995). Гербарные образцы хранятся в Тихоокеанском ин-те биоорганической химии ДВО РАН (г. Владивосток).

Apiaceae

Angelica maximowiczii (Fr. Schmidt) Benth. ex Maxim., **2n = 44.** Хабаровский край, Солнечный р-н, северо-восточная ветвь отрогов Баджальского хребта, в долине горного ключа, сырой луг, 1999 г., Д. Басаргин.

Asteraceae

Artemisia sieversiana Willd., **2n = 18**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Гусевка, на ж.-д. насыпи, часто, 2000 г., Д. Басаргин.

Aster maackii Regel, **2n = 18**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. пос. Березовый, левобережье р. Амгуни, пойменный суходольный разнотравный луг с кустарниковыми зарослями, 1999 г., Д. Басаргин.

Crepis tectorum L., **2n = 8**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Тавлинка, правобережье р. Амгуни, у ж.-д. моста, на галечнике, часто, 1999 г., Д. Басаргин.

Cacalia hastata L., **2n = 60**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. пос. Березовый, левобережье р. Амгуни, разнотравный луг, часто, 1999 г., Д. Басаргин; Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. пос. Березовый, правобережье р. Вели — левого притока р . Амгуни, разнотравный, закустаренный луг, 1999 г., Д. Басаргин.

Hieracium umbellatum L., **2n = 27**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. пос. Березовый, левобережье р. Амгуни, пойменный разнотравный луг, 1999 г., Д. Басаргин; Хабаровский край, Солнечный р-н, правобережье нижнего течения р. Дуки — правого притока р. Амгуни, пойменный разнотравный луг, массово, 1999 г., Д. Басаргин.

Lactuca sibirica (L.) Maxim., **2n = 18**. Хабаровский край, Солнечный р-н, с. Гусевка, разнотравный луг на правобережье р. Тавлинка, 2000 г., Д. Басаргин.

Saussurea amurensis Turcz., **2n = 52**. Хабаровский край, Солнечный р-н, левобережье нижнего течения р. Дуки — правого притока р. Амгуни, сырой вейниковый луг, 1998 г., Д. Басаргин.

S. manshurica Kom., **2n = 26**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Гусевка, ельники северного склона пологой сопки, 1999 г., Д. Басаргин; Хабаровский край, Солнечный р-н, северо-восточное ответвление отрогов Баджальского хребта, на лесной опушке пологого склона сопки, 1999 г., Д. Басаргин.

S. parviflora (Poir.) DC., **2n = 26**. Хабаровский край, Солнечный р-н, северо-восточная ветвь отрогов Баджальского хребта, низменный заболоченный вейниковый луг на правобережье р. Амгуни, 1999 г., Д. Басаргин.

S. umbrosa* Kom., **2n = 26. Хабаровский край, Солнечный р-н, в бассейне р. Тавлинка (правый приток р. Амгуни), 1998, Д. Басаргин; Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Гусевка, ельники, 1999 г., Д. Басаргин; Хабаровский край, Солнечный р-н, северо-восточная ветвь отрогов Баджальского хребта, у подножья горы Турмалин, на лесной опушке, 1999 г., Д. Басаргин.

Senecio cannabifolius Less., **2n = 40**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Гусевка, сырой вейниковый луг, на опушке ельника, 1999 г., Д. Басаргин.

Solidago pacifica Juz., **2n = 18**. Хабаровский край, Солнечный р-н, северо-восточная ветвь отрогов Баджальского хребта, пологий склон сопки, на лесной опушке, 1999 г., Д. Басаргин.

Sonchus arvensis L., **2n = 36**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. пос. Березовый, правобережье р. Вели — левого притока р. Амгуни, на заброшенной пашне, 1999 г., Д. Басаргин.

Tanacetum boreale Fisch. ex DC., **2n = 18**. Хабаровский край, Солнечный р-н, правобережье нижнего течения р. Дуки — правого притока р. Амгуни, пойменный разнотравный луг, 1999 г., Д. Басаргин.

Caprifoliaceae

Lonicera chamissoi* Bunge ex P. Kir, **2n = 54. Хабаровский край, Солнечный р-н, с. Гусевка, южный склон сопки, в подлеске березняка, часто, 1999 г., Д. Басаргин.

Convallariaceae

Smilacina davurica Fisch. et Mey., **2n = 36**. Хабаровский край, Солнечный р-н, северо-восточная ветвь отрогов Баджальского хребта, пологий склон сопки, травостой среди кустарников, 1999 г., Д. Басаргин.

Fabaceae

Melilotus albus Medik., **2n = 16**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Гусевка, на ж.-д. насыпи, 1999 г., Д. Басаргин.

Vicia cracca L., **2n = 12**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. пос. Березовый, левобережье р. Амгуни, пойменный разнотравный луг, 1999 г., Д. Басаргин.

Hemerocallidaceae

Hemerocallis middendorfii Trautv. et Mey., **2n = 22**. Хабаровский край, Солнечный р-н, правобережье нижнего течения р. Дуки — правого притока р. Амгуни, пойменный разнотравный луг, 1999 г., Д. Басаргин.

Liliaceae

Lilium pensylvanicum Ker-Gawl., **2n = 24 + 1 — 2 B**. Хабаровский край, Солнечный р-н, правобережье нижнего течения р. Дуки — правого притока р. Амгуни, 1999 г., Д. Басаргин.

Papaveraceae

Chelidonium asiaticum (Hara) Krachulkova, **2n = 10**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Тавлинка, в полосе ЛЭП, в массе, 2000 г., Д. Басаргин.

Polemoniaceae

Polemonium campanulatum (Th. Fries) Lindb. fil., **2n = 18**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Гусевка, луг, 2000 г., Д. Басаргин.

Primulaceae

Androsace septentrionalis L., **2n = 20**. Хабаровский край, Солнечный р-н, окр. с. Гусевка, на ж.-д. насыпи, 2000 г., Д. Басаргин.

Ranunculaceae

Clematis fusca Turcz., **2n = 16**. Хабаровский край, Солнечный р-н, северо-восточная ветвь отрогов Баджальского хребта, по берегам горного ручья среди кустарников, 1999 г., Д. Басаргин.

Rosaceae

Sanguisorba parviflora (Maxim.) Takeda, **2n = 28**. Хабаровский край, Солнечный р-н, левобережье нижнего течения р. Дуки — правого притока р. Амгуни, сырой вейниковый луг, массово, 1999 г., Д. Басаргин.

Благодарности

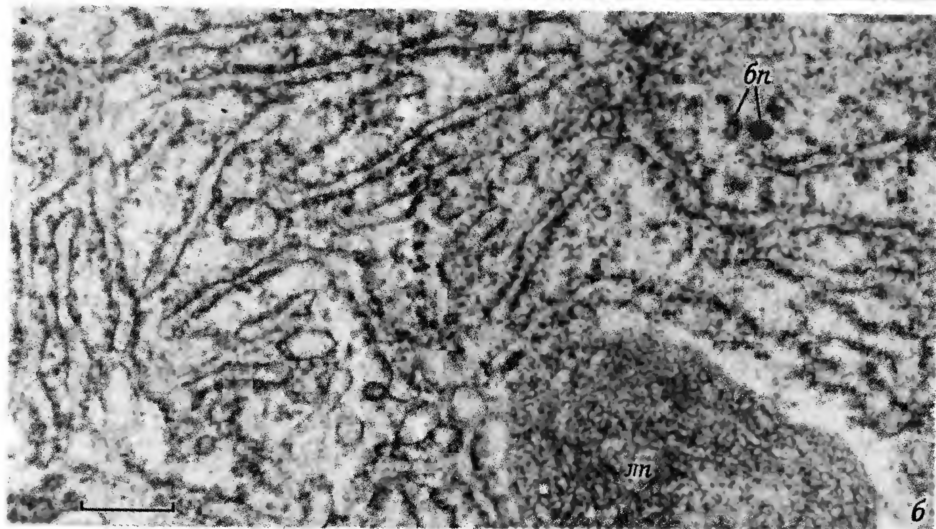
Авторы признательны Э. В. Бойко за уточнение видовой принадлежности растений сем. *Asteraceae*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

SUMMARY

Chromosome numbers for 26 species from 12 familes are presented.



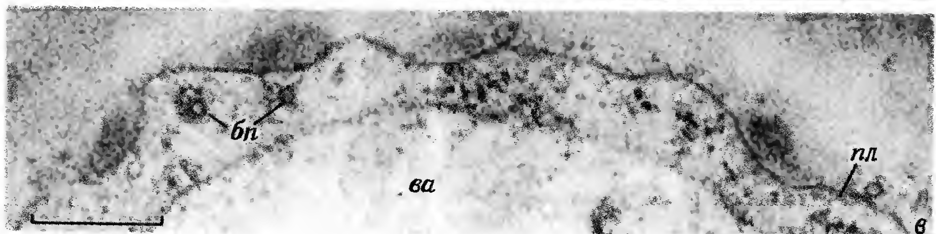


Таблица I. Секреторные клетки пищеварительных железок после стимуляции, имитирующей попадание насекомого на лист.

а — плотно расположенные трубочки гранулярного эндоплазматического ретикулума через 1 ч; *б* — цистерны гранулярного ретикулума через 4 ч; *в* — гомогенное вещество в периплазматическом пространстве через 1 ч. *бп* — белковые пузырьки, *ва* — вакуоль, *лп* — лейкопласт, *пл* — плазмалемма. Масштабная линейка: 0.25 мкм.

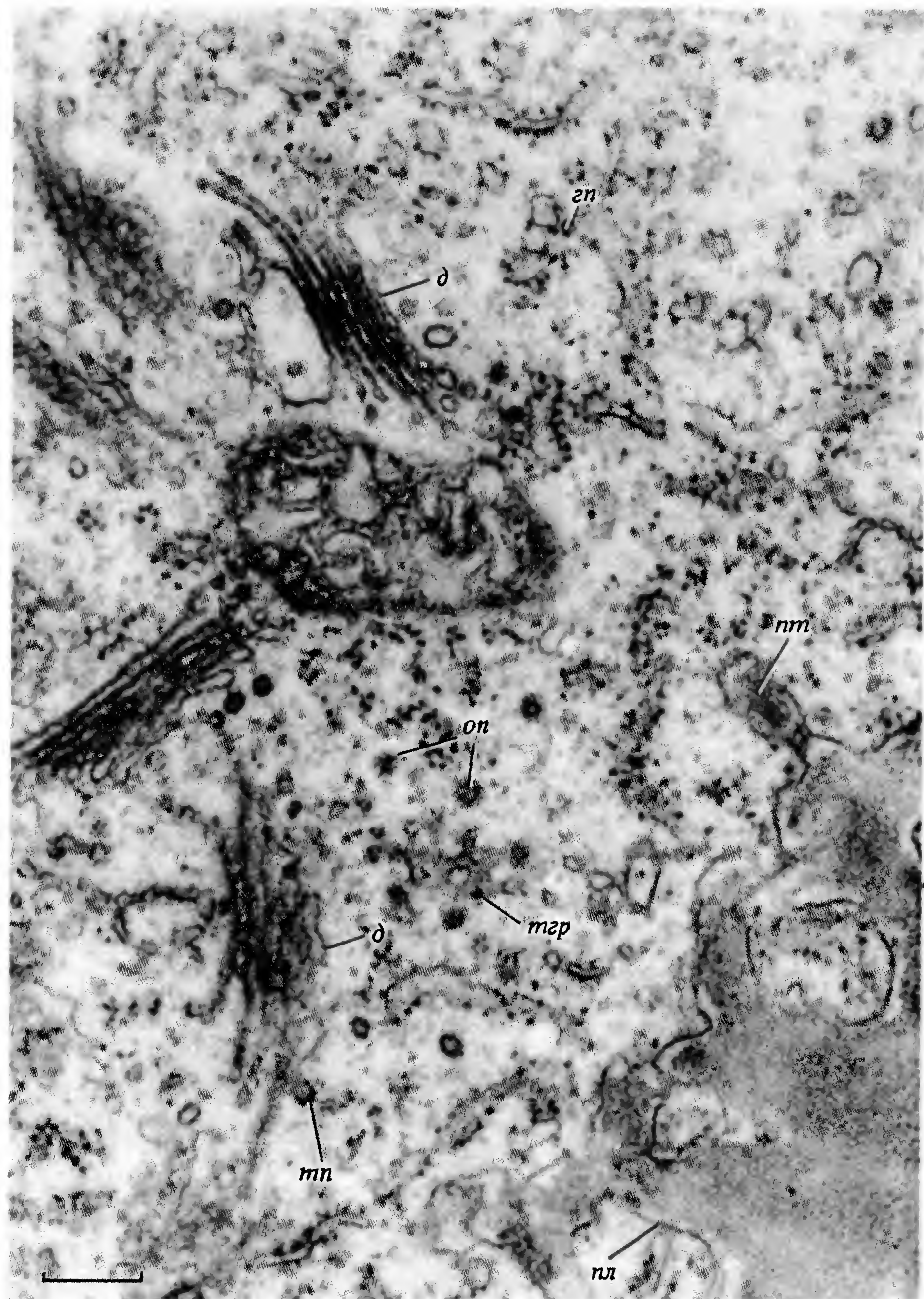


Таблица II. Диктиосомы (*д*) через 1 ч после стимуляции.

гп — гладкий белковый пузырек; *оп* — окаймленные пузырьки; *пл* — плазмалемма; *пт* — протуберанец оболочки; *тп* — транспортный пузырек перед отделением от диктиосомной цистерны; *тгр* — транс-Гольджи ретикулум. Масштабная линейка: 0.25 мкм.

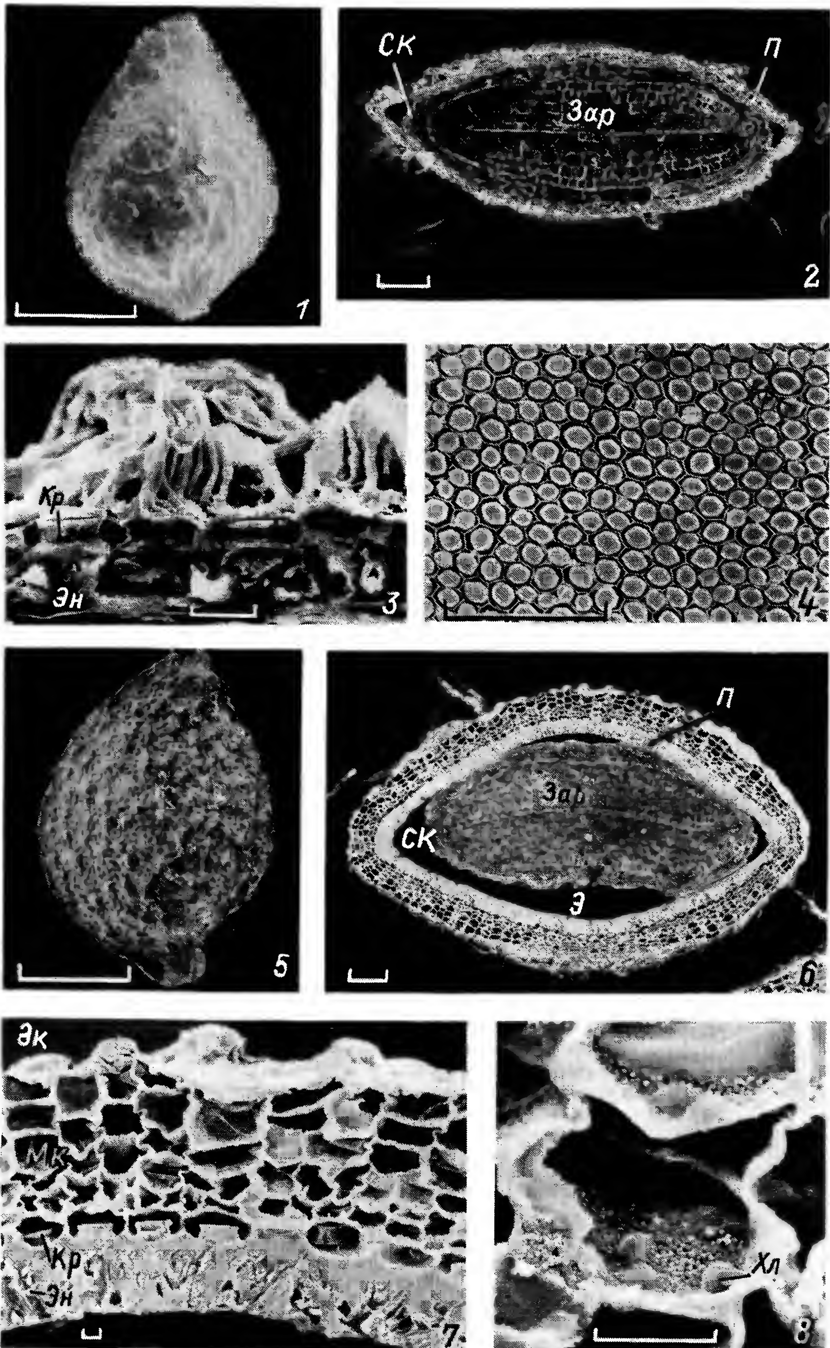
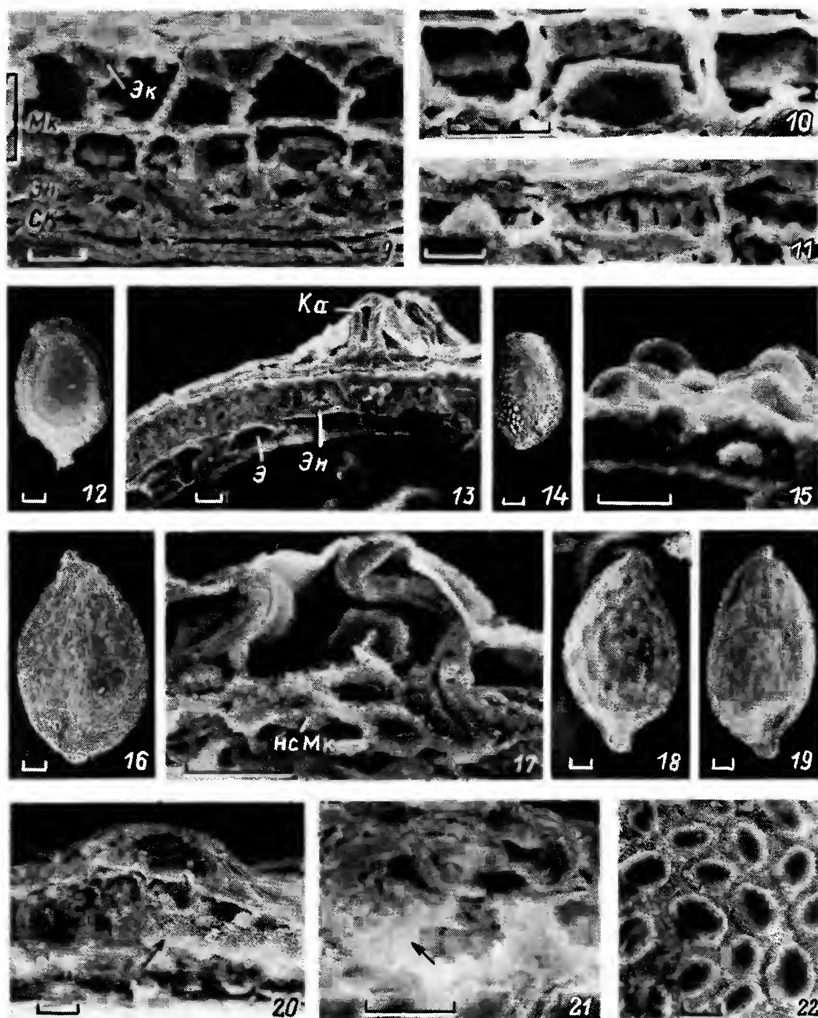


Таблица I. Морфолого-анатомическое строение плода у представителей родов *Achudemia, Pilea* и *Lecanthus* (SEM).

1—4 — *Achudemia japonica*: *1* — внешний вид плода, *2* — плод на поперечном срезе, *3* — фрагмент перикарпия, *4* — кристаллоносный слой, вид сверху; *5—8* — *Pilea stipulosum*: *5* — внешний вид плода, *6* — плод на поперечном срезе, *7* — фрагмент перикарпия, *8* — клетки мезокарпия (увеличено); *9, 10* — *Pilea hamaoi*, фрагменты поперечного среза перикарпия (*10* — кристаллоносная клетка); *11* — кристаллоносные клетки перикарпия на поперечном срезе у *P. mon-*



golica; *12, 13* — *P. spruceana*: *12* — внешний вид плода, *13* — фрагмент поперечного среза перикарпия; *14, 15* — *P. microphylla*: *14* — внешний вид плода, *15* — бугорки перикарпия; *16, 17* — *P. symmeria*: *16* — внешний вид плода, *17* — фрагмент поперечного среза перикарпия; *18—22* — *Lecanthus peduncularis*: *18, 19* — внешний вид плодов, разные образцы (*18* = «*L. whightii*»), *20* — фрагмент поперечного среза перикарпия, *21* — клетка наружного слоя мезокарпия (увеличено), *22* — кристаллоносный слой перикарпия, вид сверху. *Зар* — зародыш, *Ка* — кайма, *Кр* — кристалл, *Мк* — мезокарпий, *нсМк* — наружный слой мезокарпия, *П* — перикарпий, *СК* — семенная кожура, *Хл* — хлоропласт, *Э* — эндосперм, *Эк* — экзокарпий, *Эн* — эндокарпий. Масштабная линейка: *1, 5* — 500 мкм; *2, 4, 6, 12, 14, 16, 18, 19* — 100 мкм; *3, 7, 8—11, 13, 15, 17, 20—22* — 10 мкм.

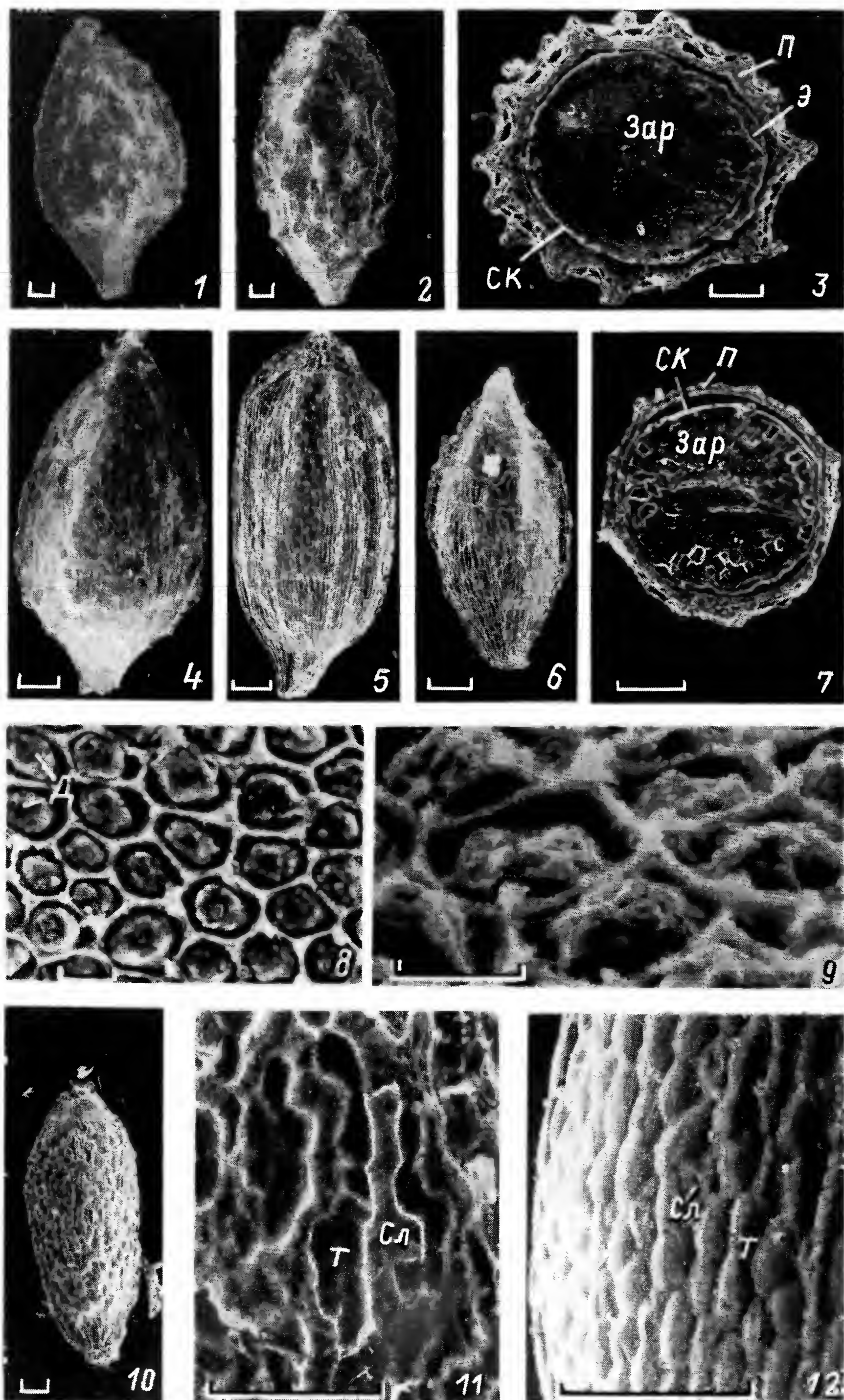


Таблица II. Морфолого-анатомическое строение плода в родах *Elatostema*, *Pellionia* и *Pilea* (SEM).

1, *2* — внешний вид плода в роде *Pellionia*: *1* — *P. heymana*, *2* — *P. scabra*; *3* — плод *P. scabra* на поперечном срезе; *4*—*6* — внешний вид плода в роде *Elatostema*: *4* — *E. sessile*, *5* — *E. stipulosum*, *6* — *E. acuminatum*; *7* — плод *E. laetevirens* на поперечном срезе; *8*, *9* — кристаллоносный слой перикарпия *E. sessile*, вид сверху (*9* — увеличено); *10* — внешний вид плода *Procris crenata*; *11*, *12* — ультраскульптура плодов *Procris*: *11* — *P. crenata*, *12* — *P. laevigata*. *Д* — друза, *Сл* — слизевая клетка, *Т* — танинсодержащая клетка. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабная линейка: *1*—*7*, *10*—*12* — 100 мкм; *8*, *9* — 10 мкм.

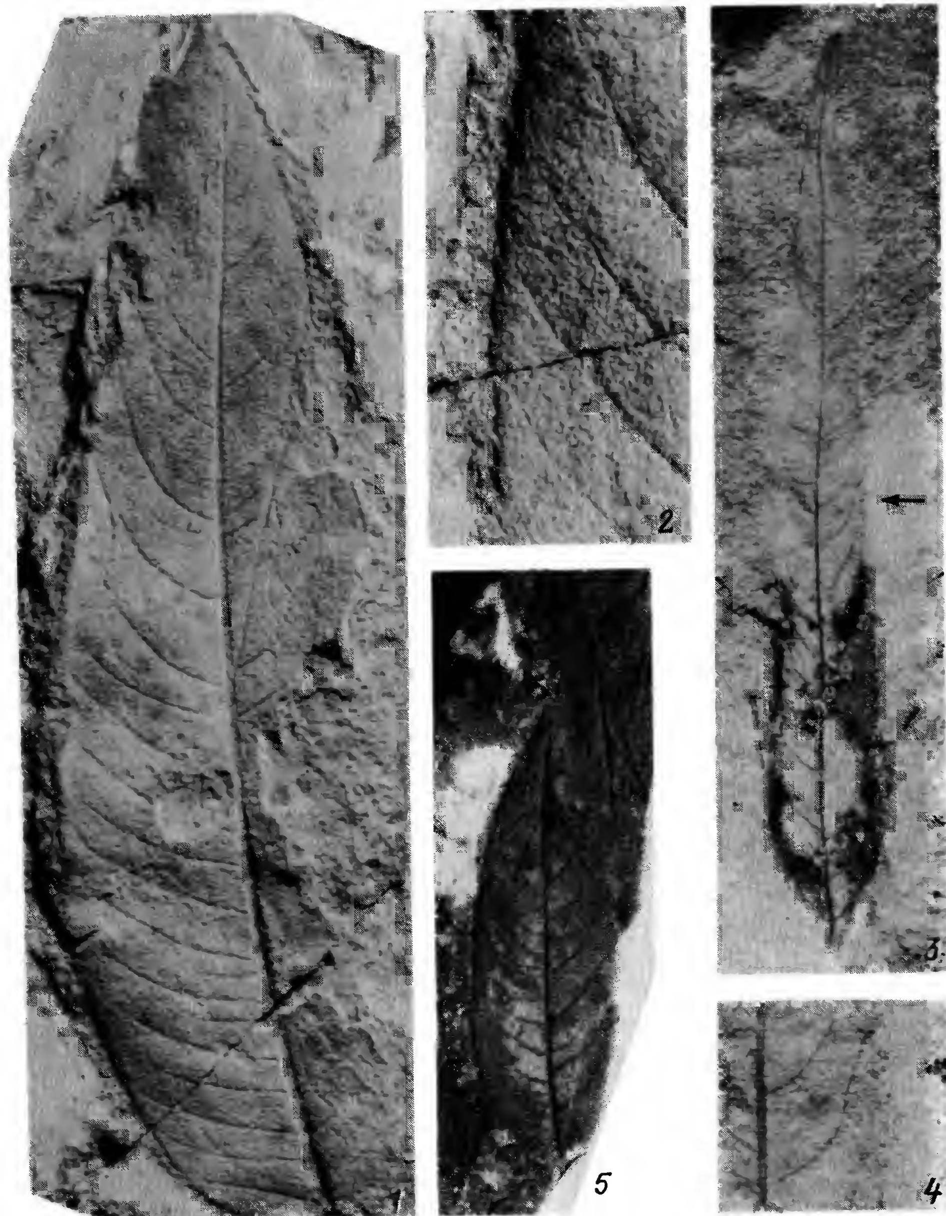


Таблица I.

1, 2 — *Salix triandroides*, кол. 9017-1: *1* — обр. 6, *2* — то же, ×2.5, *3, 4* — *Salix akitaensis*, кол. 9017: *3* — обр. 11?, *4* — то же, ×2.5, *5* — *Salix vimenoides*, кол. 9201, обр. 14.

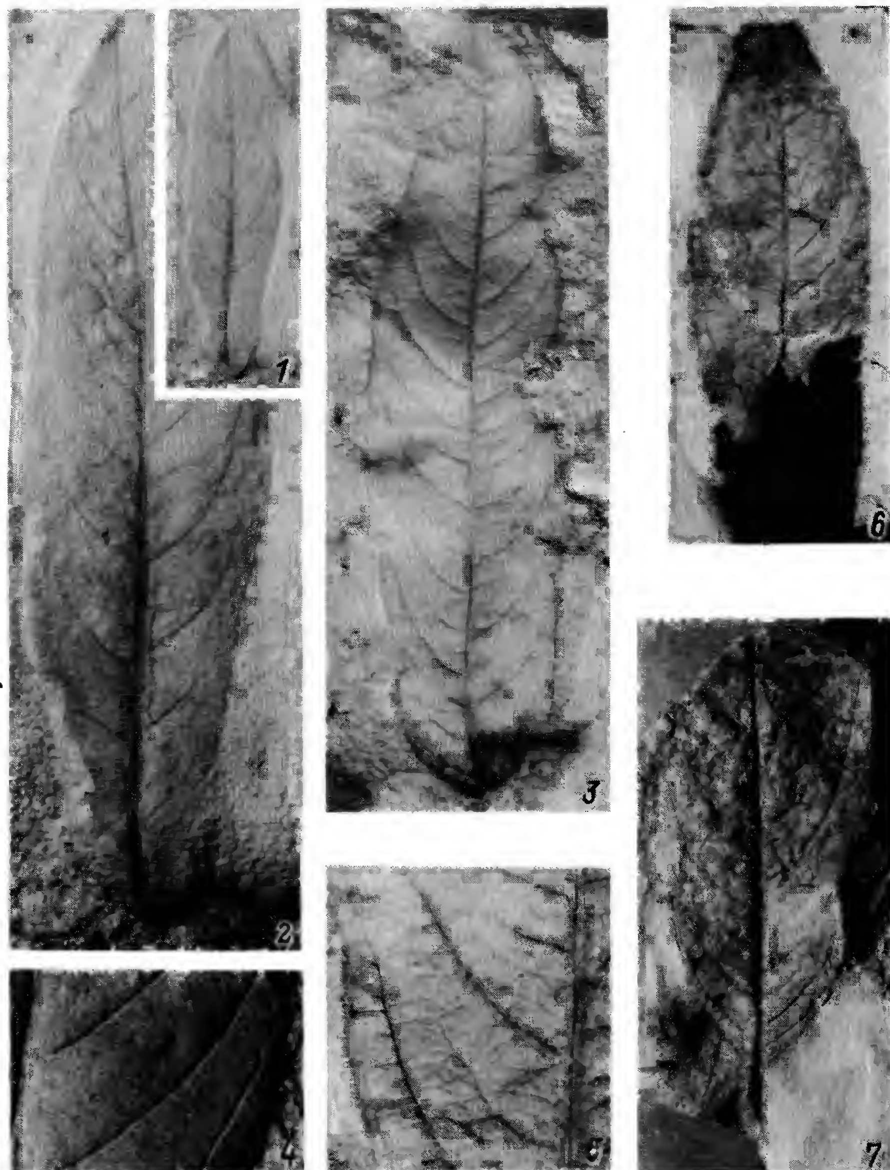


Таблица II.

1, 2 — *Salix* ex gr. *integra*, кол. 9201; *1* — обр. 19, *2* — то же, × 2.5, *3*—*7* — *Salix baikovskajae*, кол. 9201: *3* — обр. 3 (голотип), *4, 5* — то же, × 3.0, *6* — обр. 2, *7* — обр. 7.

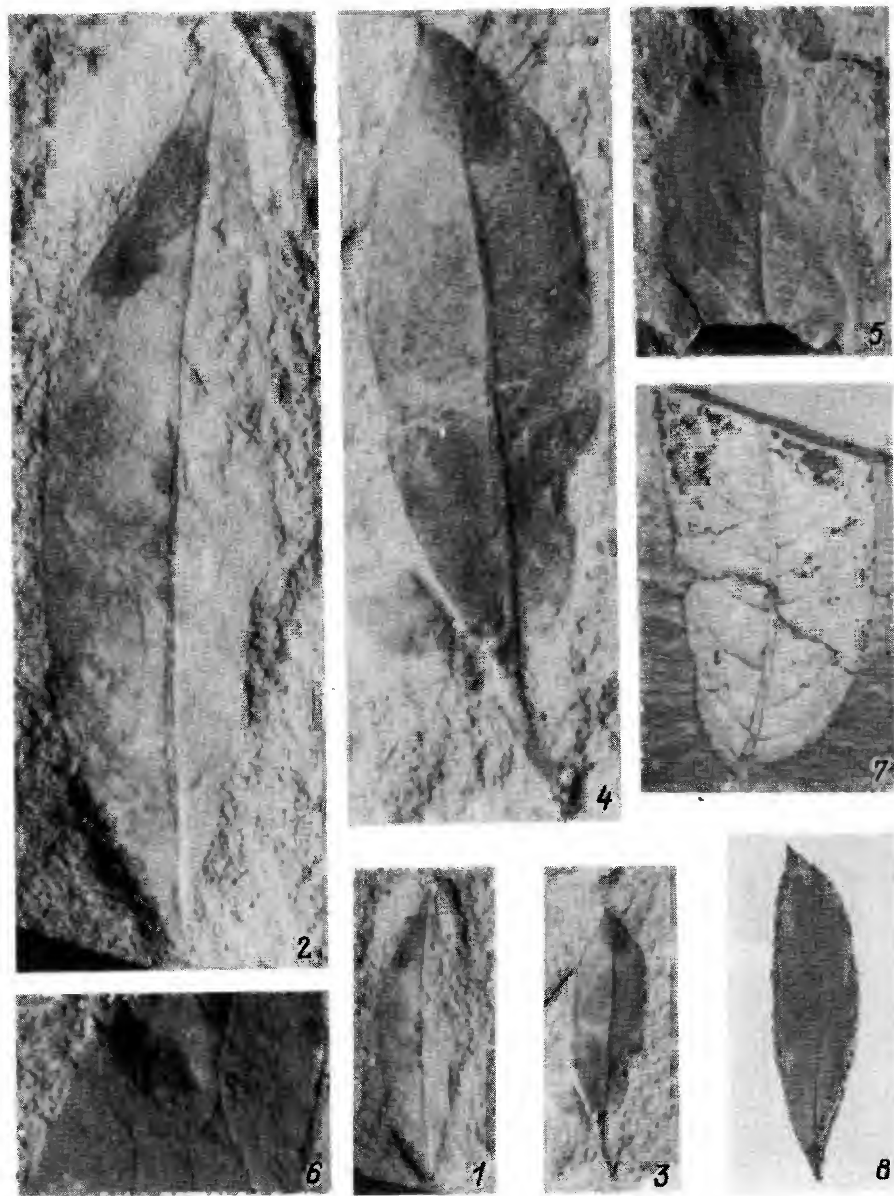


Таблица III.

1—4 — *Chosenia primorica,* кол. 9200-5: *1* — обр. 4 (голотип), *2* — то же, × 3.0, *3* — обр. 8, *4* — то же, × 3.0, *5, 6* — *Salix* sp.$_1$, кол. 9200-2: *5* — обр. 24, *6* — то же, × 3.0, *7* — *Salix* sp.$_2$, кол. 9200-*1: 2*— обр. 69, *8* — *Chosenia arbutifolia* (совр.), кол. автора, экз. 155, бассейн р. Нарва, Юго-Западное Приморье.

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2002. Т. 87. № 4) Стр.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2002. VOL. 87. N 4) Page

Индекс
70056

Глубокоуважаемые читатели!

Ученым, специалистам, преподавателям вузов, аспирантам и студентам великим подспорьем в труде всегда служили и будут служить научные статьи и книги. Помочь им, а также работникам библиотек правильно и оперативно ориентироваться в издательских проектах призван журнал "Научная книга", с 1998 г. выпускаемый четыре раза в год издательством "Наука".

Журнал "Научная книга":

– это достоверный источник информации о сегодняшнем дне российской науки;

– это оперативные и надежные сведения "из первых рук" о публикациях отечественных ученых и специалистов;

– это верный компас в море общеакадемических, региональных и институтских издательских проектов.

Журнал "Научная книга":

– это профессиональная трибуна издателей, полиграфистов, распространителей научной книги;

– это интересные, часто уникальные материалы из истории издательской деятельности как Российской академии наук, так и книгоиздания страны, а также по актуальным проблемам книговедения;

– это самые последние официальные материалы и нормативные документы, регламентирующие профессиональную деятельность российских издателей, полиграфистов, книгораспространителей.

Журнал "Научная книга":

– это увлекательный рассказ о рождении и жизни научной книги на всех этапах ее развития: от "чернильницы" автора до полки книжного магазина, библиотеки и до рук ученого, специалиста, любителя научной книги;

– это самая свежая информация о состоявшихся в стране и за рубежом книжных и полиграфических выставках, ярмарках, о презентациях новых интересных изданий;

– это своеобразная "путеводная звезда" в мире научной литературы для ученых, специалистов и всех книголюбов.

Журнал можно выписать по Объединенному каталогу "Пресса России", т. 1, индекс 26099. Возможно также оформление подписки непосредственно в издательстве "Наука", тел. (095) 334-74-50.

Отдельные номера журнала можно приобрести в фирме "Наука-Инициатива", тел. (095) 334-98-59, а также в редакции (117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 90, к. 327, тел./факс (095) 334-75-21).

ISSN 0006-8136 Ботанический журнал. 2002. Т. 87. № 4. 1—168.